

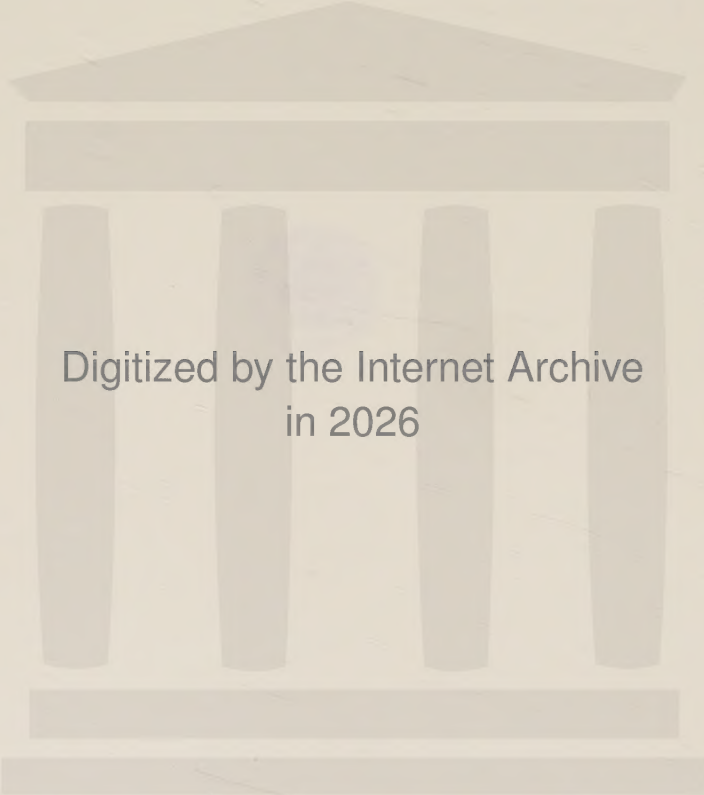
Kai-Achim Höpker

**EINFLUSS DER MINERALSTOFFVERSORGUNG AUF
DAS KRANKHEITSBILD "AKUTE VERGILBUNG", SOWIE
ZUWACHS, PIGMENTHAUSHALT, PHOTOSYNTHESE,
FROSTRESISTENZ UND EMPFINDLICHKEIT
GEGENÜBER OZON BEI PICEA ABIES (L.) KARST.**

Dissertation (LMU München)

1989





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554824_0029

Einfluß der Mineralstoffversorgung auf das Krankheitsbild
"akute Vergilbung", sowie auf Zuwachs, Pigmenthaushalt,
Photosynthese, Frostresistenz und Empfindlichkeit gegenüber
Ozon bei *Picea abies* (L.) Karst.

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Biologie
der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Kai-Achim Höpker
aus Lüdenscheid

Mai 1989

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Rüdiger
2. Berichterstatter: Prof. Dr. O. Kandler

Tag der mündlichen Prüfung: 19.7.1989

Table of Contents

1	Introduction	1
2	Chapter 1: The History of the Book	2
3	Chapter 2: The Structure of the Book	3
4	Chapter 3: The Language of the Book	4
5	Chapter 4: The Style of the Book	5
6	Chapter 5: The Content of the Book	6
7	Chapter 6: The Audience of the Book	7
8	Chapter 7: The Purpose of the Book	8
9	Chapter 8: The Value of the Book	9
10	Chapter 9: The Future of the Book	10
11	Chapter 10: The Conclusion of the Book	11
12	Chapter 11: The Appendix of the Book	12
13	Chapter 12: The Bibliography of the Book	13
14	Chapter 13: The Index of the Book	14
15	Chapter 14: The Glossary of the Book	15
16	Chapter 15: The Notes of the Book	16
17	Chapter 16: The References of the Book	17
18	Chapter 17: The Acknowledgments of the Book	18
19	Chapter 18: The Dedication of the Book	19
20	Chapter 19: The Foreword of the Book	20
21	Chapter 20: The Afterword of the Book	21
22	Chapter 21: The Epilogue of the Book	22
23	Chapter 22: The Prologue of the Book	23
24	Chapter 23: The Epitaph of the Book	24
25	Chapter 24: The Epitaph of the Book	25
26	Chapter 25: The Epitaph of the Book	26
27	Chapter 26: The Epitaph of the Book	27
28	Chapter 27: The Epitaph of the Book	28
29	Chapter 28: The Epitaph of the Book	29
30	Chapter 29: The Epitaph of the Book	30
31	Chapter 30: The Epitaph of the Book	31
32	Chapter 31: The Epitaph of the Book	32
33	Chapter 32: The Epitaph of the Book	33
34	Chapter 33: The Epitaph of the Book	34
35	Chapter 34: The Epitaph of the Book	35
36	Chapter 35: The Epitaph of the Book	36
37	Chapter 36: The Epitaph of the Book	37
38	Chapter 37: The Epitaph of the Book	38
39	Chapter 38: The Epitaph of the Book	39
40	Chapter 39: The Epitaph of the Book	40
41	Chapter 40: The Epitaph of the Book	41
42	Chapter 41: The Epitaph of the Book	42
43	Chapter 42: The Epitaph of the Book	43
44	Chapter 43: The Epitaph of the Book	44
45	Chapter 44: The Epitaph of the Book	45
46	Chapter 45: The Epitaph of the Book	46
47	Chapter 46: The Epitaph of the Book	47
48	Chapter 47: The Epitaph of the Book	48
49	Chapter 48: The Epitaph of the Book	49
50	Chapter 49: The Epitaph of the Book	50
51	Chapter 50: The Epitaph of the Book	51
52	Chapter 51: The Epitaph of the Book	52
53	Chapter 52: The Epitaph of the Book	53
54	Chapter 53: The Epitaph of the Book	54
55	Chapter 54: The Epitaph of the Book	55
56	Chapter 55: The Epitaph of the Book	56
57	Chapter 56: The Epitaph of the Book	57
58	Chapter 57: The Epitaph of the Book	58
59	Chapter 58: The Epitaph of the Book	59
60	Chapter 59: The Epitaph of the Book	60
61	Chapter 60: The Epitaph of the Book	61
62	Chapter 61: The Epitaph of the Book	62
63	Chapter 62: The Epitaph of the Book	63
64	Chapter 63: The Epitaph of the Book	64
65	Chapter 64: The Epitaph of the Book	65
66	Chapter 65: The Epitaph of the Book	66
67	Chapter 66: The Epitaph of the Book	67
68	Chapter 67: The Epitaph of the Book	68
69	Chapter 68: The Epitaph of the Book	69
70	Chapter 69: The Epitaph of the Book	70
71	Chapter 70: The Epitaph of the Book	71
72	Chapter 71: The Epitaph of the Book	72
73	Chapter 72: The Epitaph of the Book	73
74	Chapter 73: The Epitaph of the Book	74
75	Chapter 74: The Epitaph of the Book	75
76	Chapter 75: The Epitaph of the Book	76
77	Chapter 76: The Epitaph of the Book	77
78	Chapter 77: The Epitaph of the Book	78
79	Chapter 78: The Epitaph of the Book	79
80	Chapter 79: The Epitaph of the Book	80
81	Chapter 80: The Epitaph of the Book	81
82	Chapter 81: The Epitaph of the Book	82
83	Chapter 82: The Epitaph of the Book	83
84	Chapter 83: The Epitaph of the Book	84
85	Chapter 84: The Epitaph of the Book	85
86	Chapter 85: The Epitaph of the Book	86
87	Chapter 86: The Epitaph of the Book	87
88	Chapter 87: The Epitaph of the Book	88
89	Chapter 88: The Epitaph of the Book	89
90	Chapter 89: The Epitaph of the Book	90
91	Chapter 90: The Epitaph of the Book	91
92	Chapter 91: The Epitaph of the Book	92
93	Chapter 92: The Epitaph of the Book	93
94	Chapter 93: The Epitaph of the Book	94
95	Chapter 94: The Epitaph of the Book	95
96	Chapter 95: The Epitaph of the Book	96
97	Chapter 96: The Epitaph of the Book	97
98	Chapter 97: The Epitaph of the Book	98
99	Chapter 98: The Epitaph of the Book	99
100	Chapter 99: The Epitaph of the Book	100
101	Chapter 100: The Epitaph of the Book	101

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung.....	1
2.	Material und Methodik... ..	6
2.1.	Pflanzenmaterial und Kulturbedingungen des Containerpflanzversuchs.....	7
2.1.1.	Pflanzenmaterial und Herkunft der Pflanzerde.....	7
2.1.2.	Behandlung der Pflanzerde.....	9
2.1.2.1.	Maßnahmen zum Ausschluß möglicher biotischer Ursachen der "akuten Vergilbung".....	9
2.1.2.2.	Maßnahmen zur Untersuchung des Einflusses des Bodenwasserhaushaltes auf die "akute Vergilbung".....	11
2.1.2.3.	Maßnahmen zur Untersuchung ernährungsbedingter Ursachen der "akuten Vergilbung".....	11
2.2.	Experimentelle Ozonbegasung in Begasungskammern....	14
2.2.1.	Pflanzenmaterial und Versuchsablauf.....	14
2.3.	Analytik.....	16
2.3.1.	Nährelementanalysen.....	16
2.3.2.	Pigmentanalysen.....	16
2.3.3.	CO ₂ -Gaswechsellmessungen zur Bestimmung der Photosynthesekapazität.....	17
2.3.4.	In-vivo Chlorophyllfluoreszenzmessung.....	18
2.3.5.	Frostresistenzbestimmung.....	23
2.3.6.	Datenverarbeitung.....	23
3.	Ergebnisse.....	24
3.1.	Veränderung der visuellen Vitalität und biometrische Kenngrößen als Folge unterschiedlicher Wuchsbedingungen.....	24
3.1.1.	Phänologie	24
3.1.2.	Zuwachs, Nadelfarbe und Benadelung.....	30
3.1.3.	Anfälligkeit gegenüber biotischen Schaderregern....	39
3.1.3.1.	Pilzbefall der oberirdischen Organe.....	39
3.1.3.2.	Insektenbefall... ..	40

3.2.	Einfluß der Wuchsbedingungen auf die Nährelementversorgung der Nadeln.....	41
	Zusammenfassung des Kapitels 3.2.	56
3.3.	Einfluß der Wuchsbedingungen auf physiologische Kenngrößen.....	58
3.3.1.	Pigmentgehalte.....	58
3.3.1.1.	Chlorophyllgehalte.....	58
3.3.1.2.	Mengenverhältnisse einzelner Pigmentkomponenten zueinander.....	65
	Zusammenfassung des Kapitels 3.3.1.	71
3.3.2.	Photosynthese.....	73
3.3.2.1.	Photosynthesekapazität verschiedener Nadeljahrgänge.....	73
3.3.2.2.	Spezifische Photosynthesekapazität.....	78
3.3.2.3.	Photosynthesekapazität und Nährelementversorgung....	83
3.3.2.4.	In-vivo Chlorophyllfluoreszenz.....	88
3.3.2.4.1.	Charakteristische Fluoreszenztransiententypen des Containerversuchs.....	88
3.3.2.4.2.	Die "schnelle" Komponente des Fluoreszenztransienten.....	90
3.3.2.4.3.	Die "langsame" Komponente des Fluoreszenztransienten.....	93
3.3.2.4.4.	Verhalten der photochemischen (qQ) und nicht photochemischen (qE) Fluoreszenzlöschung.....	95
	Zusammenfassung des Kapitels 3.3.2.	101
3.3.3.	Frostresistenz.....	102
	Zusammenfassung des Kapitels 3.3.3.	107
3.4.	Diskussion I	108
3.4.1.	Bedeutung der Mineralstoffversorgung für die Vitalität und Physiologie der Fichte.....	108
3.4.1.1.	Pigmentgehalte und Pigmentzusammensetzung.....	108
3.4.1.2.	Photosynthese.....	111
3.4.1.3.	Frostresistenz.....	114
3.4.2.	Bedeutung des Bodens für die Auslösung der Fichten-erkrankung "akute Vergilbung"	115

3.5.	Einfluß hoher Ozonkonzentrationen auf Fichten mit unterschiedlicher Nährstoffversorgung.....	122
3.5.1.	Mineralstoffversorgung der Versuchspflanzen	122
3.5.2.	Visuelle Schadenssymptome nach Ozonbegasung.....	122
3.5.2.	Pigmente nach Ozonbegasung.....	123
3.5.3.	Photosynthese nach Ozonbegasung.....	127
3.5.3.1.	Photosynthesekapazität und spezifische Photosynthesekapazität.....	127
3.5.3.2.	In-vivo Chlorophyllfluoreszenz.....	131
3.5.4.	Frostresistenz nach Ozonbegasung.....	139
	Zusammenfassung des Kapitels 3.5.	141
3.6.	Diskussion II	142
3.6.1.	Sensibilität der Fichte gegenüber Ozon.....	142
3.6.2.	Nicht sichtbare Nadelschäden	144
3.6.3.	Bedeutung der Ergebnisse der Ozonbegasung für das Verständnis der "neuartigen" Waldschäden.....	146
4.	Zusammenfassung	149
5.	Literaturverzeichnis	152

1. Einleitung

Grundlage der jährlichen Waldschadenserhebungen in der Bundesrepublik Deutschland ist eine fünfteilige Schadensskala, die den Kronenzustand bzw. Blatt- und Nadelverlust der Waldbäume beurteilt (BFWL 1986). Bei Fichte treten neben dem Nadelverlust als Schadensmerkmal unterschiedlich ausgeprägte Nadelverfärbungen auf, deren Ursache nur zum Teil bekannt sind (z.B. Schadinsekten, Pilzinfektionen, Mineralstoffmangel, Frost, vgl. HARTMANN et al. 1988). Neben Rot- und Braunverfärbungen der Nadeln und zahlreichen anderen Schadsymptomen sind vor allem Nadelvergilbungen zu finden. Der prozentuale Anteil von Nadelvergilbungen am Schadensausmaß bei Fichte wird in den meisten Bundesländern nicht getrennt veröffentlicht. Insbesondere im süddeutschen Raum können Nadelvergilbungen jedoch einen erheblichen Schadensanteil haben: In Baden-Württemberg wurde im Schwarzwald 1985, dem Höhepunkt des Auftretens der Vergilbungen, ein Anteil der Vergilbungen von 26.2 % an der Nadelmasse ermittelt (Mitt. Forstl. Versuchs- und Forschungsanstalt Freiburg 9.10.1987).

In Bayern zeigten 1985 in einigen Wuchsgebieten über 20 % der erkrankten Bäume Nadelvergilbungen (KENNEL pers. Mitt. 1989, BFWL 1986): Frankenwald, Fichtelgebirge, Steinwald (24.5 %), Oberpfälzer Becken und Hügelland (29.9 %), Oberpfälzer Wald (28.1 %), Bayerischer Wald (21.3 %) und Bayerische Alpen (20.4 %). Der Landesdurchschnitt lag bei 11.2 %. Damit wird deutlich, daß Vergilbungen ein erhebliches Erkrankungsmaß annehmen können. Seit 1986 sind die Vergilbungen allerdings bei Fichte in Baden-Württemberg und Bayern rückläufig. 1988 zeigten nur noch 2.8 % der Fichten in Bayern Vergilbungen.

Die Nadelvergilbungen bei Fichte werden in 2 Schadtypen unterteilt (BFWL 1986):

I. Nadelvergilbungen auf Karbonat-Standorten in den höheren Lagen der Kalkalpen.

II. Nadelvergilbungen in den höheren Lagen der deutschen Mittelgebirge.

In den Höhenlagen der deutschen Mittelgebirge ist das Schadensbild (Typ II) bei Fichte gekennzeichnet durch eine intensive, von der Nadelspitze zur Basis fortschreitenden Vergilbung

älterer Nadeljahrgänge, während der jüngste Nadeljahrgang grün bleibt und erst in der folgenden Vegetationsperiode bei "fortschreitender Vergilbung" vergilbt (KANDLER et al. 1987). Die Nadelvergilbung ist auf der lichtzugewandten Oberseite stärker als auf der Unterseite ausgeprägt. Die Nadelvergilbung kann mit einem Nadelverlust enden. Typisch für diese seit etwa 1980 beobachtete Erkrankung (BOSCH 1986) ist das Aufflammen in einem kleinräumigen, nesterartigen Mosaik mit nachfolgender mehr oder weniger großflächiger rascher Ausbreitung. Im Verlaufe der weiteren Ausbreitung der Krankheit, können gleichzeitig bereits vergilbte Bäume wiederergrünen (KANDLER et al. 1987). Dieser Vergilbungstyp tritt in allen Altersklassen auf (BOSCH et al. 1983) und konzentriert sich auf flachgründige, saure meist humusreiche Braunerden (BFWL, 1986). Dieses auch als "akute Vergilbung" bezeichnete Schadbild (KANDLER 1985) entspricht in seinen visuellen Symptomen der altbekannten Mg-Chlorose, wird aber in dieser räumlichen Ausprägung in keiner älteren Literatur oder Forstbeschreibung erwähnt, so daß es sich um eine neuartige Erkrankung handeln kann (KANDLER 1985).

Als Ursache dieser "neuartigen Baumerkrankung" auf sauren Böden werden verschiedene Ursachen und Ursachenkomplexe diskutiert. Insbesondere haben

- atmogene (Luftschadstoffe)
- bodenspezifische (Nährelementversorgung, Bodenversauerung)
- klimatische (Trockenperioden, Frostereignissen)
- biotische (Mikroorganismen als Krankheitserreger)

Komponenten Eingang in zahlreiche Ursachenhypothesen gefunden. Als abiotische Komponenten werden vor allem der direkten Wirkung von Luftschadstoffen

- als subakute SO_2 -Belastung (WENTZEL 1982)
- in Einzel- oder Kombinationswirkung (ARNDT 1985, GUDERIAN et al. 1985, LICHTENTHALER et al. 1985a)

oder in kombinierter Wirkung mit anderen Faktoren

- als Bodenversauerung mit Freisetzung toxischer Aluminiumionen (ULRICH 1984)

- als Photooxidation und Mineralstoffmangel ("Leaching") durch anthropogen angestiegene Ozonkonzentrationen und "sauren" Nebel (PRINZ et al. 1985)

Bedeutung beigemessen.

Als Ursache des zeitlich gekoppelten Auftretens der Erkrankungen an geographisch unterschiedlichen Orten mit unterschiedlicher Luftschadstoffbelastung wird ein synchronisierender Effekt vorausgegangener oder gleichzeitig aufgetretener klimatischer Extremereignisse (Trockenheit, Frost) in Verbindung mit anthropogen bedingtem Ozonanstieg und einer erhöhten Frostempfindlichkeit vermutet (BOSCH et al. 1983, BOSCH und REHFUESS 1988, BROWN und ROBERTS 1987, REHFUESS und ZIEGLER 1986).

Bisher konnte jedoch keine überzeugende Beziehung zwischen Luftschadstoffverteilung für SO_2 bzw. NO_x und der Schadensverteilung gefunden werden (KANDLER 1985, PRINZ et al. 1985).

Die geringen Konzentrationen an den Hauptluftschadstoffen SO_2 ($< 10 \mu\text{g}/\text{m}^3$, BFWL 1986) und NO_x in diesen "Reinluftgebieten", sowie die auffällige Verteilung des Schadensmuster in diesen Beständen - vereinzelt Auftreten geschädigter Bäume in einem ansonsten gesundem Pflanzenbestand - sprechen eher gegen eine Rolle der "in einem Bestand gleichmäßig verteilten" Luftschadstoffe. Eine Beziehung zwischen Schwefelgehalt der Nadeln und Schadensverteilung läßt sich für die verschiedenen Wuchsgebiete ebenfalls nicht herstellen (KANDLER 1988a, PRINZ et al. 1985). Nur in Gebieten höherer SO_2 -Belastung (Fichtelgebirge) wurden erhöhte Schwefelkonzentrationen in den Nadeln gefunden (ZECH und POPP 1983), so daß dort chronische Rauchschäden nicht auszuschließen sind. Der Gehalt an anderen in höheren Konzentrationen toxischen Mineralstoffen ist in der Regel gering (ZÖTTL und MIES 1983).

Vor allem ist es trotz zahlreicher Begasungsversuche mit einzelnen Schadgasen bzw. Schadgaskombinationen, auch bei dem Freiland nachempfundenen Klimabedingungen, nicht gelungen ein der "akuten Vergilbung" entsprechendes Schadbild hervorzurufen (KRAUSE et al. 1986, BLANK et al. 1988).

Das "epidemische" Wandern der Erkrankung, sowie die mögliche Wiederergrünung vergilbter Nadeln (KANDLER et al. 1987) könnte

für eine mögliche Beteiligung pathogener Mikroorganismen, wie sie von Vertretern der "biotischen Komponente" des diskutierten Ursachenkomplexes formuliert wird (FRENZEL 1985, KANDLER 1985), sprechen. Es ist zwar gelungen zahlreiche Mikroorganismen aus der Fichte und anderen Waldbäumen zu isolieren (FRENZEL 1985, EBRAHIM-NESBAT und HEITEFUSS 1985), die direkte Beziehung zwischen Vorkommen und Erkrankung bzw. eine Virulenz konnte bisher jedoch nicht nachgewiesen werden.

In Nadeln an "akuter Vergilbung" erkrankter Fichtenbestände ergaben sich deutliche Defizite in der Mineralstoffversorgung, vor allem mit den 2-wertigen Kationen Magnesium und Calcium (BOSCH et al. 1983, ZECH und POPP 1983, ZÖTTL und MIES, 1983), aber auch Kalium (HÜTTL 1985a). Dieser Mineralstoffmangel wird verschiedentlich jedoch nicht primär auf die Bodenbedingungen zurückgeführt, sondern auf einen erhöhten Auswaschungsverlust ("Leaching") aufgrund einer Membranschädigung durch Ozon (PRINZ et al. 1985, BOSCH et al. 1983). Da diese Mineralstoffe eine wichtige Bedeutung für die Aufrechterhaltung der Membranstabilität haben, könnte dies eine erhöhte Photolabilität (LICHTENTHALER und BUSCHMANN 1984, KANDLER 1985) und eine Reduktion der Photosynthesekapazität erklären (LANGE et al. 1986a).

So sprechen zahlreiche Autoren dem Boden nur eine schadensbegleitende (PRINZ et al. 1985, REHFUESS 1983 zitiert in FBWL 1986, ZÖTTL und MIES 1983), aber keine schadensauslösende Rolle zu. Der Forschungsbeirat Waldschäden/Luftverunreinigungen kommt 1986 allerdings zu dem Schluß, daß die Rolle des Bodens für die Auslösung der Nadelvergilbungen in den Hochlagen der deutschen Mittelgebirge ungeklärt ist (FBWL 1986).

Aus dieser Diskussion heraus ergeben sich zahlreiche Fragen für die Erforschung der "akuten Vergilbung", von denen folgende bearbeitet wurden:

- Welche Bedeutung hat der Boden für das Schadbild der "akuten Vergilbung"?
- Unter welchen Bedingungen ist die "akute Vergilbung" experimentell induzierbar?

- Welchen Einfluß haben Nadelvergilbungen und Nährstoffmangel auf die Pigmentzusammensetzung, die Photosynthese, die Frostresistenzentwicklung und den Zuwachs?
- Welchen Einfluß hat die Kombination verschiedener Faktoren (z.B. Trockenheit + Nährstoffmangel) auf diese Parameter ?
- Unterscheiden sich bereits bekannte experimentell induzierte Vergilbungsformen (N-Mangel, K-Mangel u.a.) von der "akuten Vergilbung" ?
- Ist das Krankheitssymptom der "akuten Vergilbung" kurierbar?
- Wie weit wird die Empfindlichkeit gegenüber Ozon von dem Ernährungszustand von Fichte mitbeeinflußt?

Diese Komplexität der Aufgabenstellung erforderte ein vielfältiges Versuchskonzept:

3-4 jährige symptomfreie Baumschulfichten wurden in Container gepflanzt und in 39 Versuchsvarianten á 21 Fichten aufgeteilt. Als Boden wurde Walderde aus einem ca 25 jährigen Fichtenbestand bei Ludwigsreuth (Bayerischer Wald) verwendet, der im Frühjahr 1984 erstmalig Symptome einer ausgeprägten "akuten Vergilbung" zeigte. Die wesentlichen Komponenten der diskutierten Ursachen wurden durch

- die Verwendung verschiedener Fichtenherkünfte (Samenmaterial und Klonmaterial)
- dem Wechsel von einem "Reinluftgebiet" in einen städtischen Ballungsraum mit hoher verkehrsbedingter Luftschadstoffbelastung
- eine experimentelle Ozonbegasung
- eine Einzel- oder Kombinationsgabe verschiedener Mineralstoffe
- die Simulation von Trockenheit oder Staunässe
- eine Bodensterilisation oder Nematizidbehandlung
- eine Düngung oder eine Nematizidbehandlung bereits an "akuter Vergilbung" erkrankter, in Container umgepflanzter Fichten aus dem Bayerischen Wald

in verschiedenen Versuchsvarianten berücksichtigt.

Untersucht wurden die Biomassenentwicklung, die Mineralstoffgehalte der Nadeln, die Photosynthese, die Pigmentzusammensetzung und die Frostresistenz.

2. Material und Methodik

Die in dieser Arbeit verwendeten Abkürzungen haben folgende Bedeutung:

Versuchsvarianten:

Diese Angaben gelten für die Fichtenherkunft Hochland/Frömmel:

WE	= unbehandelte Walderde
WE+GE	= Mischung Walderde:Gartenerde (1:1, Vol. %)
WE+STER	= WE, hitzesterilisiert
WE+GE+STER	= WE+GE, hitzesterilisiert
WE+TR	= WE + Trockenheit
WE+GE+TR	= WE+GE + Trockenheit
WE+ST	= WE + Staunässe
WE+GE+ST	= WE+GE + Staunässe
WE+NEM	= WE mit Nematozidbehandlung
WE+GE+NEM	= WE+GE mit Nematozidbehandlung

Düngungsmaßnahmen

WE+K	= WE + Kaliumdüngung
WE+Mg	= WE + Magnesiumdüngung
WE+K+Mg	= WE + Kalium + Magnesium
WE+P	= WE + Phosphat
WE+Ca	= WE + Calcium
WE+CaMgK	= WE + Calcium + Kalium + Magnesium
WE+NO3	= WE + Natriumnitrat
WE+NO3+Mg	= WE + Natriumnitrat + Magnesium
WE+NH4	= WE + Ammoniumsulfat
WE+NH4+K	= WE + Ammoniumsulfat + Kalium
WE+NO3+K	= WE + Natriumnitrat + Kalium
WE+NH4+Mg	= WE + Ammoniumsulfat + Magnesium
WE+NPKMg	= WE + Volldünger
WE+Ca+NPKMg	= WE + Calcium + Volldünger

Bei Verwendung anderer Fichtenherkünfte wurden analoge Abkürzungen für die Behandlung + einer Abkürzung für die Herkunft verwendet (R= Tiefland Renz, Zw= Bayerischer Wald/Zwiesel, E= Hochland Escherode).

Weitere Abkürzungen:

TG = Trockengewicht der Nadeln

PK = Photosynthesekapazität [nmol CO₂/g Trockengewicht*s]
 SPK = spez. Photosynthesekapazität [nmol CO₂/mg Chlorophyll*s]
 Chl = Chlorophyll [mg/g Trockengewicht]
 IAV = Experimentell induzierte "akute Vergilbung"
 AV = "akute Vergilbung" des ausgegrabenen Fichtenmaterials
 aus dem Bayerischen Wald

2.1. Pflanzenmaterial und Kulturbedingungen des Containerversuchs

2.1.1. Pflanzenmaterial und Bodenherkunft

Für den Containerpflanzversuch wurden 3-4 jährige symptomfreie Baumschulfichten unterschiedlicher geographischer Herkunft, sowie "akut vergilbte" Jungfichten eines geschädigten Bestandes des Bayerischen Waldes verwendet:

1. Hochlandfichten aus dem Bayerischen Wald der Baumschule Frömmel, Freyung (Herkunft 84017); Samenmaterial.
2. Hochlandfichten des Staatlichen Forstamtes Escherode, Klonmaterial Nr. 468782 (E).
3. Tieflandfichten der Baumschule Renz (München); Samenmaterial der Herkunft 84019 (R).
4. Hochlandfichten (4-6 jährig) einer Naturverjüngung des Bayerischen Waldes mit Symptomen der "akuten Vergilbung" von der von KANDLER (1987b) beschriebenen Versuchsfläche I Zwiesel/-Spiegelhütte (Zw).

Die Versuchsfläche für die ca 820 Fichten wurde von der Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau auf deren Gelände gegenüber dem Botanischen Institut der Universität München zur Verfügung gestellt. Die Versuchsfläche befindet sich in ca 100 m Entfernung von einem stark befahrenen Autobahnzubringer (48000 PKW Einheiten/24 h) mit einer relativ hohen verkehrsbedingten SO₂ und NO_x-Belastung, während die Ozonkonzentrationen im Vergleich zu Mittelgebirgslagen als niedrig einzustufen sind (Tab. 1).

Das Fichtenmaterial wurde im November 1984 in handelsüblichen 12 l Pflanzcontainern eingepflanzt und auf dicke Silofolie in 30 cm hohe, mit Torf gefüllte Beetkästen gestellt.

		Jahresmittel
Kohlenmonoxid	[$\mu\text{g}/\text{m}^3$]	2430
Stickstoffoxid	[$\mu\text{g}/\text{m}^3$]	54
Stickstoffdioxid	[$\mu\text{g}/\text{m}^3$]	76
Schwefeldioxid	[$\mu\text{g}/\text{m}^3$]	37
Ozon	[$\mu\text{g}/\text{m}^3$]	30 **
Blei	[ng/m^3]	.5
Cadmium	[ng/m^3]	1.8
Durchschn.	[KFZ/24 h]	48000
Verkehrsstärke		
LKW-Anteil	[%]	15

Tab. 1 Mittlere Schadstoffbelastung (incl. Grundbelastung) in 100 m Entfernung zur Amalienburgstraße (aus KANDLER, 1988b). ** Sommerwert, KANDLER pers. Mitteilung 1989.

Die Erde in den Pflanzcontainern stammte aus dem Bayerischen Wald/Ludwigsreuth (Forstamt Neureichenau Distrikt XVI 8a, Abt. Gruben). Hier steht auf einer flachen vorübergehend landwirtschaftlich genutzten Kuppe ((Weide, Ackerbau ?, ca 850 m üNN) eine etwa 22 jährige (1984) Dammaufforstung, die im Frühjahr 1984 stark vergilbte. Die Bodenform ist eine saure Braunerde auf Granit. Die Streuauflage dieses Bodens wurde abgetragen, die Dämme und der darunterliegende Boden ca 30 cm tief abgebaggert und nach München transportiert. Das Bodenmaterial wurde von Steinen befreit, gesiebt und diente im folgenden als Walderde (WE) bezeichnete Pflanzerde für alle Versuchsvarianten. Diese Walderde ist nährstoffarm mit sehr niedrigen Kalium-, Magnesium und Stickstoffgehalten (Tab. 2).

Im November 1984 wurde außerdem gesundes Baumschulmaterial der Hochland/Frömmel Herkunft am gleichen Standort in Ludwigsreuth eingepflanzt.

(WE+GE)	Walderde (WE)		Walderde+Gartenerde	
	unbehandelt	steril	unbehandelt	steril
<u>Pflanzenverfügbare Mineralstoffe</u>				
pH(CaCl ₂)	4.4	4.9	6.5	6.6
P ₂ O ₅ (mg/100g TB)	6	5	40	49
K ₂ O (mg/100g LB)	5	4	152	166
Mg (mg/100 g LB)	7	9	33	30
NO ₃ -N (mg/100g FB umgerechnet auf TB)	1.2	0.8	10.2	6.9
NH ₄ -N (mg/100g FB umgerechnet auf TB)	0.3	3.4	0.2	2.4
<u>Totalanalyse (mg/100 g TB)</u>				
P	89.1	93.0	152.6	127.7
K	90.6	136.7	152.6	127.7
Mg	142.8	155.2	344.6	527.1
Mn	17.8	18.4	48.1	44.1
Zn	5.1	5.3	9.1	10.9
Ca	39.2	52.2	852.7	770.9
Fe	1700	1833	1733	1766
Cu	0.3	0.3	1.5	1.3
TB = 105°C getrockneter Boden, LB = luftgetrockneter Boden FB = Frischboden, Durchschnittswerte von je 3 Probennahmen				

Tab. 2 Pflanzenverfügbare Makronährelemente (n. Lactat-aufschluß) und pH-Werte der Original-Walderde (WE) und nach Mischung mit Gartenerde (WE+GE) im Verhältnis 1:1 (Vol/Vol).

2.1.2. Behandlung der Pflanzeerde

Entsprechend dem in Kap. 1. erläuterten Versuchsansatz wurden durch eine Behandlung des Bodensubstrates Walderde (WE) nachfolgende Versuchsvarianten geschaffen (Abb. 1).

2.1.2.1. Maßnahmen zum Ausschluß möglicher bodenbürtiger biotischer Ursachen der "akuten Vergilbung"

1. Verwendung sterilisierter Walderde (WE+STER) bzw. sterilisierter Gartenerde (WE+GE+STER) zur Ausschaltung möglicher bio-

tischer Krankheitserreger. Das Bodenmaterial wurde durch portionsweises einstündiges Aufheizen auf 100 °C sterilisiert.

2. Zusatz eines Nematozids

Der Walderde bzw. dem Gemisch WE+GE wurde bei der Pflanzung im Herbst 1984 das Nematozid "Temec" beigemischt (WE+NEM bzw. WE+GE+NEM), da Bodenproben aus dem Untersuchungsgebiet im Bayerischen Wald einen auffallend hohen Gehalt an *Cephalenchus emarginatus*, sowie *Trichodorus* und *Longidorus*-Arten ergeben hatten (Daten nicht angegeben). Letztere sind als Vektoren für Nepo- und Tobraviren bei landwirtschaftlichen Kulturpflanzen bekannt.

2.1.2.2. Maßnahmen zur Untersuchung des Einflusses des Bodenwasserhaushaltes auf die "akute Vergilbung"

1. Normalbedingungen

Eine zusätzliche Bewässerung mit aufgefangenem Regenwasser nach längeren Trockenperioden.

2. Simulation von Staunässe

Durch Anbringen von Drainagelöcher in 15 cm Höhe in am Boden abgedichteten Containern und 2x wöchentlichem Gießen des Bodens wurde ein zeitweiser Wasserstau erreicht (WE+ST bzw. WE+GE+ST).

3. Simulation von Trockenheit

Durch Abdeckung der Bodenoberfläche jedes einzelnen Containers mit PVC-Platten wurde die Wasserversorgung eingeschränkt (WE+TR bzw. WE+GE+TR). Diese Abdeckung erfolgte erst nach dem Einwurzelungsjahr im 2. Versuchsjahr (1986).

2.1.2.3. Maßnahmen zur Untersuchung ernährungsbedingter Ursachen der "akuten Vergilbung"

1. Zusatz von Gartenerde (WE+GE).

Eine Mischung Wald-:Gartenerde (1:1 Vol. %) gewährleistete eine optimale Nährstoffversorgung mit den Mikro- und Makronährelement (Tab. 2). Die Gartenerde stammte aus dem Botanischen Garten der Universität München.

2. Zusatz verschiedener Makronährelemente (N,Mg,K,Ca,P) einzeln oder in Kombination.

Art, Mengen und Zeitpunkt der Düngung sind in Tab. 3 und Tab. 4 aufgeführt. Der Gefahr der schnellen Mineralstoffauswaschung wurde durch die Verteilung der Gesamtdüngermenge auf mehrere Düngungstermine während der Vegetationsperiode begegnet. Die Düngesalze wurden als Lösung erstmalig im April 1985 ausgebracht. Da sich im Versuchsjahr 1986 auf den nicht mit Stickstoff gedüngten Versuchsvarianten ein Stickstoffmangel einstellte, wurden im Herbst und im Frühjahr 1987 alle Versuchsvarianten mit Stickstoff nachgedüngt (Tab. 4). Zur Unterscheidung einer Stickstoffangelvergilbung von anderen Vergilbungsformen erfolgte diese Düngung nur bei den Versuchspflanzen 8-21 jeder Variante.

Düngung	Handelsware	Kg/ha
K	schwefelsaures Kali 50 % K_2O , 18 % S	150 K_2O
Mg	Bittersalz, 16.3 % MgO	50 MgO
K-Mg	Patentkali, 30 % K_2O /10 % MgO	150 K_2O/MgO
P	Superphosphat, 18 % P_2O_5	120 P_2O_5
Ca	Branntkalk, 90 % CaO	450 CaO
NO_3	Natronsalpeter, 16 % N	60 N
NH_4	schwefelsaurer Ammoniak, 21 % N	60 N
NPKMg	Nitroblau Spezial, 12/12/17/2	150 K_2O

Tab. 3 Art und Menge der eingesetzten Düngemittel im Containerversuch 1985-1987.

Versuchs- variante	1985		1986		1987		
	15.4.	23.7.	21.5.	24.9.	7.4.	30.6.	5.8.
WE+STER	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE+STER	-	-	-	N	N	-	-
WE+TR	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE+TR	-	-	-	N	N	-	-
WE+ST	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE+ST	-	-	-	N	N	-	-
WE+NEM	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE+NEM	-	-	-	N	N	-	-
WE	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE	-	-	-	N	N	-	-
WE+K	K	-	-	N	N	K	-
WE+Mg	Mg	-	-	N	N	Mg	-
WE+K+Mg	K+Mg	-	-	N	N	K+Mg	-
WE+P	P	-	-	N	N	P	-
WE+Ca	Ca	-	-	N	N	-	Ca
WE+CaMgK	Ca+Mg+K-	-	-	N	N	-	CaMgK
WE+NO ₃	N	N	N	N	N	-	N
WE+NO ₃ +Mg	N+Mg	N	N	N	N	Mg	N
WE+NH ₄	N	N	N	N	N	-	N
WE+NH ₄ +K	N+K	N	N	N	N	K	N
WE+NO ₃ +K	N+K	N	N	N	N	K	N
WE+NH ₄ +Mg	N+Mg	N	N	N	N	Mg	N
WE+NPKMg	NPKMg	-	NPKMg	-	-	NPKMg	-
WE+Ca+NPKMg	Ca+NPKMg-	-	Ca+NPKMg-	-	-	Ca+NPKMg-	-
WE/R	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE/R	-	-	-	N	N	-	-
WE+ST/R	-	-	-	N	N	-	-
WE+TR/R	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE+TR/R	-	-	-	N	N	-	-
WE/Zw	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE/Zw	-	-	-	N	N	-	-
WE+NEM/Zw	-	-	-	N	N	-	-
WE/E	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE/E	-	-	-	N	N	-	-
WE+ST/E	-	-	-	N	N	-	-
WE+TR/E	-	-	-	N	N	-	-
WE+GE+TR/E	-	-	-	N	N	-	-

Tab.4 Mineralstoffdüngungen im Versuchszeitraum 1985-1987
 -- keine Düngergabe, N= Stickstoffdüngung als NaNO₃ oder NH₄(SO₄)₂. Bei den allgemeinen Stickstoffdüngungen am 24.9.1986 und 7.4.1987 wurde NaNO₃ gegeben. Alle weiteren Mineralstoffgaben sind mit entsprechenden Elementabkürzungen angegeben, die Mengen entsprechen den Angaben in Tab. 4. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

2.2. Experimentelle Begasung mit Ozon in Begasungskammern

2.2.1. Versuchsablauf

Die Ozonbegasungen erfolgten in den Expositions-kammern der Gesellschaft für Umwelt und Strahlenforschung Neuherberg bei München. Für die Begasung stand eine Großkammer mit 4 Kleinkammern zur Verfügung. Eine ausführliche Beschreibung der Expositions-kammern findet sich bei PAYER et al. (1985) und PAYER et al. (1986).

Aufgrund der eingeschränkten räumlichen Möglichkeiten in den Expositions-kammern konnten von den 8 ausgewählten Versuchsvarianten jeweils nur 3 Fichten verwendet werden, wobei 1 Pflanze als nichtbegaste Kontrollpflanze verwendet wurde. Das Fichtenmaterial wurde in 3 Kleinkammern a 6 Fichten begast, eine weitere Kleinkammer wurde für das nicht mit O_3 zu begasende Kontrollmaterial verwendet.

In den Kleinkammern herrschten gleiche Temperatur-, Strahlungs-, Luftfeuchtigkeits- und Windbedingungen:

Tageslänge: 12 h

Tag/Nachttemperatur: $20^{\circ}C$ / $15^{\circ}C$

Strahlung (Phar): $600-800 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ in Höhe des 3. Wirtels

Luftfeuchtigkeit: 50 % relative Luftfeuchtigkeit

Windgeschwindigkeit: $0.1 m s^{-1}$

Die Fichten wurden täglich mit destilliertem Wasser gegossen. Die Begasung mit Ozon erfolgte 24 Stunden am Tag. Die Ozonkonzentration betrug zunächst $225 ppb m^{-3}$ (5.10.-13.10.1987, Σ 176 Stunden), wurde jedoch im weiteren Versuchsverlauf erhöht, da visuelle Nadelschädigungen nicht auftraten. Für den Zeitraum 14.10. - 27.10.1987 wurde die Ozonkonzentration auf $600 ppb m^{-3}$ (Σ 300 Stunden) und dann auf $1000 ppb m^{-3}$ (Zeitraum 28.10.-16.11.1987, Σ 443 Stunden) erhöht. Die Durchschnittsdosis für den gesamten Zeitraum betrug $642.9 ppb m^{-3}$, die Gesamtdosis $27.64 ppm Tage \cdot m^{-3}$. Die Hintergrundbelastung mit Schwefeldioxid lag zwischen 10 und 20 $ppb m^{-3}$ und für Stickoxide (NO , NO_2) jeweils $< 10 ppb m^{-3}$. Eine Übersicht über den Begasungsverlauf gibt Abb. 2.

Die Probenentnahme für die Pigmentbestimmungen erfolgte jeweils vom 3. Wirtel vor Begasungsbeginn, nach 8 tägiger Begasung (13.10.1987) und nach Begasungsende (17.11.1987). Die Photosynthesemessungen erfolgten im 3. Wirtel vor Begasungsbeginn (21.-22.9.1987), nach 8 tägiger Begasung (13.10.1987), nach 22 tägiger Begasung (27.10.1987), unmittelbar nach Begasungsende (16.-17.11.1987) und 12 Tage nach Begasungsende (1.12.1987).

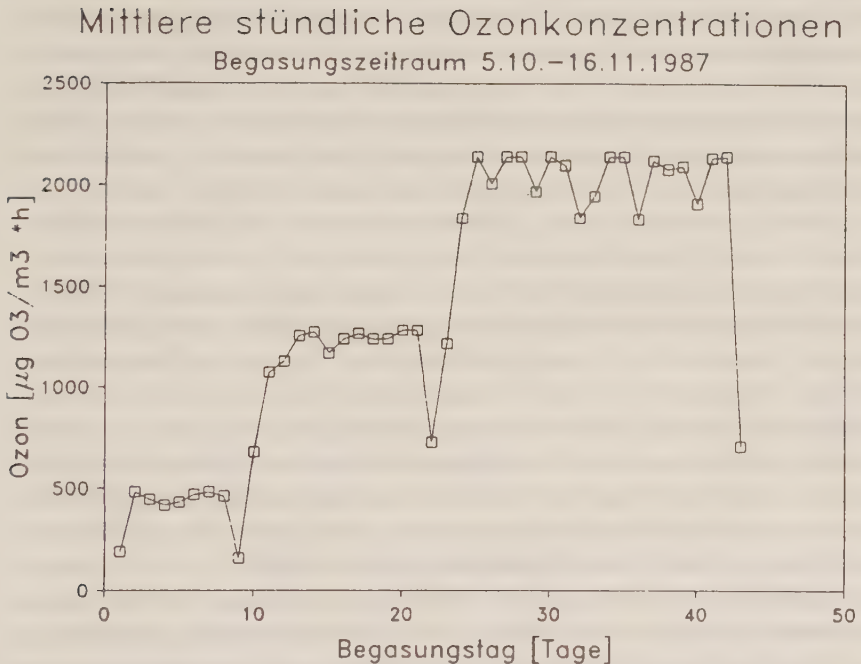


Abb.2 Mittlere stündliche Ozonkonzentrationen im Ozonversuch

2.3. Analytik

2.3.1. Nährelementbestimmungen

Das Nadelfrischmaterial wurde bei 105 °C getrocknet und anschließend in einer Kugelmühle pulverisiert. Die Bestimmung der Nährelemente wurden dankenswerterweise von Dr. P. Schramel in der GSF/Neuherberg durchgeführt.

Das Pflanzenmaterial wurde durch Druckveraschung aufgeschlossen (SCHRAMMEL et al. 1980) und die Elementgehalte durch ICP- und DCP-Emissionsspektrometrie bestimmt (SCHRAMMEL, 1988).

2.3.2. Pigmentanalysen

0.2 g Nadeln wurden vom 3. Wirtel entnommen und entweder sofort extrahiert oder nach Schockgefrierung in flüssigem Stickstoff bei -70°C aufbewahrt. Das Nadelmaterial wurde im Halbdunkel mit flüssigem Stickstoff in einem Mörser unter Zusatz einer Spatelspitze NaHCO₃ und Polyvinylpyrrolidon homogenisiert und mit ca 6-8 ml O₂-freiem Aceton-Hexan-Gemisch (1V:2V, MAGEL et al.(1984)) extrahiert. Der Extrakt wurde 10 min zentrifugiert (3000 U min⁻¹), der Überstand abgezogen und in ein graduiertes Nisselröhrchen gegeben. Das Pellet wurde anschließend 2-3x mit ca 3 ml des Aceton-Hexan-Gemisches nachgewaschen, zentrifugiert und der Überstand im Nisselröhrchen unter N₂ auf ein konstantes Volumen eingeengt. Je nach Pigmentgehalt des Extraktes wurden 50-200 µl Extrakt auf Kieselgel 60W Alufolien (Merck, Art. 16487) aufgetragen, die zuvor mit 8 mmol Ascorbinsäurelösung besprüht und 1½ h bei 60°C getrocknet worden waren. Die Auftrennung erfolgte in einem Benzin: Isopropanol: H₂O Gemisch (100:12:0.25, HAGER und MEYER-BERTENRATH 1966).

Die einzelnen Pigmentbanden wurden ausgeschnitten, mit dem Aceton:Hexan-Gemisch extrahiert und zur Trockene mit N₂ eingeblasen. Die Xanthophylle wurden in Ethanol, die Chlorophylle in Aceton und die Carotine in Chloroform zur Konzentrationsbestimmung gelöst. Die Spektren der einzelnen Pigmentbanden wurden mit einem Diodenarray-Spektrophotometer (Hewlett-Packard, 8451 A) bestimmt und die Konzentrationen entsprechend den spezifischen Extinktionskoeffizienten errechnet.

Auf diese Weise konnten die Chlorophylle (Chlorophyll a, Chlorophyll b, Phaeophytin a und Phaeophytin b), die Xanthophylle (Neoxanthin, Violaxanthin, Antheraxanthin und Lutein+Zeaxanthin) und α - β -Carotin bestimmt werden. Eine Auftrennung von α -Carotin und β -Carotin gelang mit diesem Laufmittel nicht.

Antheraxanthin, das als Zwischenprodukt des Xanthophyllzyklus nur in geringen Konzentrationen vorkommt (Hager, 1967), konnte nicht regelmäßig gefunden werden. Eine Trennung von Lutein und Zeaxanthin war aufgrund der gleichen Lösungseigenschaften in dem benutzten Trennverfahren nicht möglich. Antheraxanthin und Zeaxanthin zusammen machen jedoch im Durchschnitt nicht mehr als 2% des Gesamtcarotinoidgehaltes aus (Grill und Pfeifhofer, 1985).

Für die Konzentrationsbestimmung der Pigmente wurde ein Versuchsfehler zwischen 10-15% ermittelt, zur Absicherung wurden deswegen in der Regel Doppelproben analysiert und Wiederholungsauftragungen durchgeführt.

Für den Vergleich zwischen den verschiedenen Versuchsvarianten wurden die Chlorophylle + Phäophytine zur Σ Chlorophylle und Neoxanthin + Violaxanthin + Antheraxanthin + Lutein+Zeaxanthin zur Σ Xanthophylle zusammengefaßt.

2.3.3. CO₂-Gaswechsellmessung zur Bestimmung der Photosynthesekapazität

Die potentielle Photosynthesekapazität wurde in Zusammenarbeit mit Dipl. Biol. G. Führer (GSF) durch die Messung des CO₂-Gaswechsels in einer klimatisierbaren Miniküvette (Fa. H. Walz, Effeltrich) bestimmt. Der zu messende Nadeljahrgang eines intakten Zweiges wurde in einer Gaswechselkammer mit einem Volumen von ca. 200 ml eingebaut. Sich gegenseitig beschattende Nadeln wurden zuvor nach Möglichkeit entfernt. Bei wiederholenden Messungen am gleichen Zweig zu verschiedenen Zeitpunkten (im Ozonbegasungsversuch) wurden die Nadeln zuvor abgezählt, um einen Nadelverlust bei der Berechnung der Photosynthesekapazität mitberücksichtigen zu können.

Die Küvettentemperatur konnte über Peltierelemente geändert werden, als Lichtquelle diente eine spezielle Halogenlampe (Fa.

H. Waltz, Effeltrich), die eine photosynthetisch aktive Strahlung $> 2000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ermöglichte. Die Luftfeuchtigkeit und der CO_2 -Partialdruck wurden über Wasserdampfabscheider und ein spezielles Mischsystem (WALTZ, Effeltrich) konstant gehalten. Die CO_2 -Aufnahme bzw. Abgabe und die Transpiration wurden mit einem Infrarot-Gas-Analysator (Binos, LEYBOLD-HERAEUS, Hanau) gemessen. Die absolute CO_2 -Konzentration wurde ebenfalls mit einem Infrarotgasanalysator aufgezeichnet (Binos, LEYBOLD-HERAEUS, Hanau). Eine ausführliche Beschreibung des verwendeten Meßsystems findet sich bei LANGE et al. (1984, 1985) und FÜHRER (1989).

Die Berechnung der Gaswechselfparameter erfolgte nach VON CAEMMERER und FARQUHAR (1981).

Die Photosynthesekapazität wurde im Temperaturoptimum der Fichte (PISEK und WINKLER, 1959) bei 20°C Küvettentemperatur, Lichtsättigung ($I > 2000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) und einer relativen Luftfeuchtigkeit von $> 50 \%$ gemessen.

Für vergleichende Untersuchungen des Photosyntheseapparates bzw. zum Nachweis einer Schädigung des Photosyntheseapparates ist es sinnvoll den Einfluß der Stomataweite zu minimieren, deswegen wurde in der Küvette die CO_2 -Konzentration konstant bei ca 2500 ppm in der CO_2 -Sättigung der Photosynthese gehalten (KOCH et al. 1969, LANGE et al. 1986b). Als Bezugsgröße wurde das nach Versuchsende bestimmte Nadel Trockengewicht und der Chlorophyllgehalt eines entsprechenden benachbarten Nadeljahrgangs des gleichen Wirtels benutzt.

2.3.4. In-vivo Chlorophyllfluoreszenzmessung

Die Fluoreszenzmessungen wurden mit 2 unterschiedlichen Techniken durchgeführt.

1986 wurden die Messungen mit einem Brancker SF-10 Fluoreszenzmeßkopf mit angeschlossener Pocketcomputeranlage (Larcher und Cernusca 1985) durchgeführt. Die Fluoreszenzmessungen erfolgten an kleinen abgeschnittenen in Wasser gestellten Zweigen, die durch eine einstündige Dunkellagerung standardisiert wurden.

Für eine Messung wurden jeweils 4-5 Nadeln abgelöst, dicht aneinanderliegend auf Tesafilm geklebt und auf dem Meßkopf befestigt. Vorversuche ergaben keine Unterschiede zwischen Fluoreszenztransienten die an abgeschnittenen bzw. noch am Sproß

befindlichen Nadeln bestimmt worden waren. Zur statistischen Sicherung wurden bei jeder Versuchspflanze 3-6 Parallelen pro Nadeljahrgang bestimmt.

Mit dieser Technik war eine qualitative und quantitative Auswertung der in Abb. 3 angegebenen typischen Kennpunkte der Fluoreszenztransienten möglich (LAVOREL und ETIENNE, 1977).

Im Versuchsjahr 1987 konnten die Fluoreszenzbestimmungen dank des Entgegenkommens von Prof. Dr. W. Larcher (Innsbruck) mit der neuartigen Puls-Amplituden-Modulationstechnik (SCHREIBER und BILGER 1985, SCHREIBER et al. 1986) und dem PAM 101 (Fa. H. Walz, Effeltrich) durchgeführt werden. Mit dieser Technik konnten als zusätzliche Information die Quenchingkoeffizienten qQ und qE und die maximale Fluoreszenzintensität (F_M) bestimmt werden; während des Meßvorgangs werden kurze Lichtimpulse (600 ms) sehr starker Intensität ($\approx 2000 \text{ W/m}^2$) gegeben, die zu einer vollständigen Reduktion von Q_A und einer Aufhebung des Q-Quenchings führen. Die verbleibende Fluoreszenzlöschung wird dem

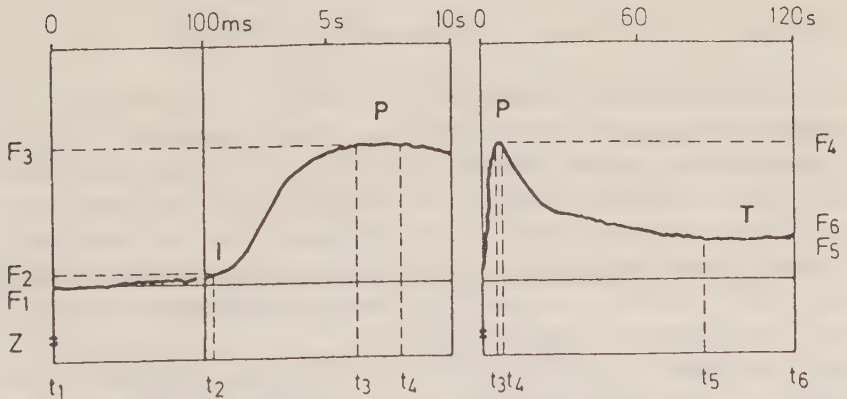


Abb. 3 Schema eines Chlorophyll a -Fluoreszenztransienten (verändert nach LÄRCHER und CERNUSCA 1985). Fluoreszenzwerte: $F_0 = F_1 = 1 \text{ ms}$ nach Belichtungsbeginn, $F_2 =$ erste Abflachung des Fluoreszenzanstiegs, $F_3 =$ Beginn des Hauptgipfels (P), $F_4 =$ Ende des Hauptgipfels, $F_5 =$ Hauptminimum des Transienten (T); t_1 bis t_6 zugehörige Zeitpunkte. Die durchgehende horizontale Linie markiert das Fluoreszenzniveau F_1 als Bezugsbasis.

E-Quenching zugeordnet (RENGER et al. 1987, SCHREIBER et al. 1985).

Die Abb. 4 zeigt einen typischen Fluoreszenztransienten mit Sättigungslichtimpulsen zur Bestimmung von q_Q und q_E .

Die Koeffizienten wurden aus den Kurven folgendermaßen berechnet (SCHREIBER und BILGER, 1985):

$$q_Q = ((F_V)_S - F_V) / (F_V)_S, \quad q_E = ((F_V)_m - (F_V)_S) / (F_V)_m$$

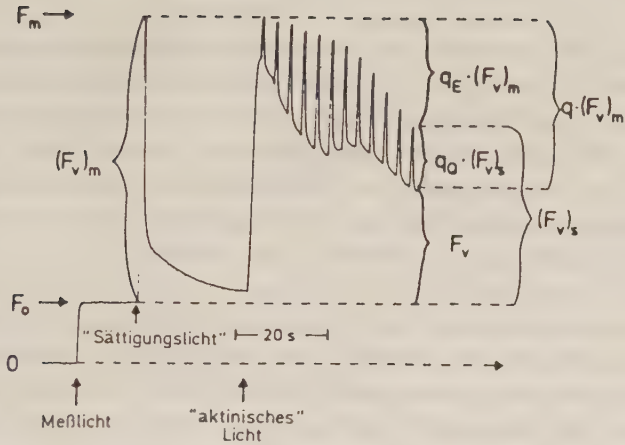
Bei starker Energetisierung kann das Grundfluoreszenzniveau (F_0), vermutlich aufgrund eines reduzierten Energietransfers vom LHC II zum PS II (BILGER und SCHREIBER, 1986), während des Belichtungsvorganges sinken. Bei Nichtberücksichtigung dieses q_Q -Quenching würde die Berechnung der q_Q und q_E Koeffizienten zu nicht sinnvollen q -Koeffizienten führen (BILGER und SCHREIBER, 1986).

Deswegen wurde nach dem letzten Sättigungsimpuls F_0' durch Ausschalten des aktinischen Lichtes bestimmt und für die Berechnung der q -Koeffizienten herangezogen.

$$q_Q' = ((F_V)_S' - F_V') / (F_V)_S', \quad q_E' = ((F_V)_m - (F_V)_S') / (F_V)_m$$

Die Versuchsbäumchen wurden vor der Messung 1 Stunde lang bei Raumbedingungen und Schwachlicht (ca 3 KLUX) gelagert. Für die Messung wurde 1 Nadel abgetrennt und in einer speziellen Halterung mit 1 mm Abstand zur Fiberglasoptik befestigt. Belichtet wurde die Nadeloberseite. Die Strahlungsintensität des aktinischen Lichtes betrug $75 \mu E/m^2 \cdot s$, des Lichtsättigungspulses ca $2000 W/m^2$ (Dauer 600 ms). Für jeden Versuchsbaum wurden 3 Parallelen pro Nadeljahrgang bestimmt.

Die Fluoreszenztransienten wurden mit einem Analogschreiber (GOERTZ) registriert und über einen Digitizer (DIGIPAD 7) digitalisiert und berechnet (Programmierung Dr.M. Bodner, Universität Innsbruck). Die weitere Auswertung erfolgte mit spezieller Software (Programmierung K.-A. Höpker) und dem Kalkulationsprogramm SUPERCALC (COMPUTER ASSOCIATES).



Definition der "Quenching"-Koeffizienten

$$\begin{aligned}
 F_v &= (F_v)_m - q \cdot (F_v)_m \\
 &= (F_v)_m - q_E \cdot (F_v)_m - q_Q \cdot (F_v)_s \\
 &= (F_v)_m - q_E \cdot (F_v)_m - q_Q \cdot [(F_v)_m - q_E \cdot (F_v)_m]
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \frac{F_v}{(F_v)_m} &= (1 - q_E) - q_Q \cdot (1 - q_E) \\
 &= (1 - q_E) \cdot (1 - q_Q) = 1 - q
 \end{aligned}$$

$$F_v = (F_v)_s - q_Q \cdot (F_v)_s \quad (F_v)_s = (F_v)_m - q_E \cdot (F_v)_m$$

$$\frac{F_v}{(F_v)_s} = 1 - q_Q$$

$$\frac{(F_v)_s}{(F_v)_m} = 1 - q_E$$

$$q_Q = \frac{(F_v)_s - F_v}{(F_v)_s}$$

$$q_E = \frac{(F_v)_m - (F_v)_s}{(F_v)_m}$$

Abb. 4 Schema einer typischen Chlorophyll-a-Fluoreszenzinduktionskinetik mit Sättigungslichtimpulsen zur Bestimmung von q_Q und q_E und Definition der Quenchingkoeffizienten (nach SCHREIBER und BILGER, 1985).

Im einzelnen wurden folgende abgeleitete Parameter aus den Fluoreszenztransienten (Abb. 3, 4) berechnet:

1. Variable Fluoreszenz: Die variable Fluoreszenz wurde nach KITAJIMA und BUTLER (1975) als das Verhältnis des Fluoreszenzmaximums zu dem Grundfluoreszenzniveau ($(P-O)/O = (F_3 - F_1)/F_1$), definiert. Es läßt Rückschlüsse auf die Funktion der Elektrendonorseite, d. h. auf die Größe des das PS II umgebenden Light-harvesting Komplexes und die Reduktionskapazität des Wasserspaltungsapparates zu (STEIN et al. 1986):

2. Vitalitätsindex: Aus dem Verhältnis des Fluoreszenzabfalls $(P-T)$ zum stationären Endwert der Fluoreszenz (T) wird ein Vitalitätsindex berechnet ($(P-T)/T = (F_3 - F_5)/F_5$), der ein ungefähres Maß für die photosynthetische Quantennutzung des absorbierten Lichtes darstellen soll (Lichtenthaler et al., 1986).

3. Analyse des zeitlichen Auftretens des Fluoreszenzmaximums ($P = F_3$). Die Zeit bis zum Erreichen des Fluoreszenzmaximums (Merkmal T_3) zeigt z. B. bei Wasserstress oder SO_2 -Begasung einen Anstieg.

4. Bestimmung des Verhältnisses der max. Fluoreszenz bei Lichtsättigung zur Grundfluoreszenz mit der PAM-Methode.

Dieses Verhältnis $(F_M - F_O)/F_M$ ist bei 77 K bei allen Pflanzen C_3 -Pflanzen annähernd gleich 0.832 ± 0.004 und steht stellvertretend für die Effizienz der Strahlungsenergieumwandlung am Photosystem II.

5. Qualitative und quantitative Analyse der qQ- und qE-Koeffizienten.

Die Interpretation dieser Parameter erfolgte u.a. auf der Basis der Angaben in KRAUSE und WEIS 1984, SCHREIBER und BILGER 1985, RENGGER et al. 1987.

2.3.5. Frostresistenzbestimmung

Die Frostresistenz wurde an abgeschnittenen Zweigen mit 2 Nadeljahrgängen in Klimakammern (Fa K. Weiß, Gießen) bestimmt. Das Fichtenmaterial wurde von 0°C bis -10°C kontinuierlich mit einer Temperaturabsenkung von 2°/h, im Temperaturbereich von -10°C bis -30°C mit 5 °/h, gefroren. Bei Erreichen der Testtemperatur wurden die gefrorenen Triebe 24 Stunden bei dieser Temperatur gehalten und am folgenden Tag entsprechend der Frostungsprozedur wieder aufgetaut. Unmittelbar nach dem Wiederauftauen wurden die Triebe mit Wasser versorgt und bei Zimmertemperatur, hoher Luftfeuchtigkeit und unter Vermeidung einer direkten Sonnenbestrahlung aufbewahrt. Nach 3-4 Tagen stellten sich bei den nicht frostresistenten Trieben Nadelnekrosen, Braunverfärbungen oder Nadelverluste ein.

Als Resistenztemperatur wurde jene Temperatur bezeichnet, bei der mindestens 80% der Nadeln ungeschädigt blieben (SENER und BECK 1977, 1984).

2.3.6. Datenverarbeitung

Das umfangreiche Datenmaterial wurde über Personalcomputer (IBM kompatibler XT und AT) mit speziell angefertigter Software (Programmierung K.-A. Höpker) oder kommerzieller Software weiterverarbeitet. Eingesetzt wurden für Berechnungen und Graphiken das Kalkulationsprogramm SUPERCALC 4 (Fa. Computer Associates), für die statistische Aufarbeitung STATGRAPHICS (Statistical Graphic Corporation), sowie das Textprogramm WORD 4.0 (Microsoft).

3. Ergebnisse

3.1. Veränderungen der visuellen Vitalität und biometrische Kenngrößen als Folge unterschiedlicher Wuchsbedingungen

3.1.1. Phänologie

Vegetationsperiode 1985:

Die erste Vegetationsperiode nach der Pflanzung im November 1984 wurde geprägt durch den Verpflanzungsschock, den die Fichten bis zur Bildung neuer Wurzelmassen zu überwinden hatten. Unmittelbar nach der Pflanzung im November 1984 kamen vor allem die unterschiedlichen Ernährungsbedingungen in den Baumschulen visuell zur Geltung. Das Fichtenmaterial der Baumschulen Renz und Escherode unterschied sich aufgrund einer besseren Stickstoffversorgung durch grüne Nadeln von der gelbgrünen Nadeltracht der Hochlandfichten der Baumschule Frömmel. Im Verlaufe der Vegetationsperiode wurden die visuellen Unterschiede zwischen den verschiedenen Fichtenherkünften geringer.

Auf verschiedenen WE-Varianten traten als Folge eines strengen Frosteinbruches zum Jahresbeginn 1985 schwere Frostschäden auf (vgl. Kap. 3.3.3.). Der Knospenbruch erfolgte Mitte Mai 1985, das Längenwachstum der Nadeln war Mitte August abgeschlossen. Das Fichtenmaterial auf den WE-Varianten und WE+Düngesalze (ohne Stickstoff) hatte Anwurzelungsschwierigkeiten, was in einer gelbgrünen bis gelben Nadelfarbe und geringen Zuwächsen deutlich wurde (Tab. 5, Tab. 6). Besondere Anwurzelungsschwierigkeiten hatten die Fichten bei Staunässe, wobei es bei der Herkunft Escherode zu einem starken Ausbleichen aller Nadeljahrgänge (mit nahezu weißlichen Nadeln) und anschließendem teilweisen Nadelverlust der älteren Nadeln kam.

Versuchspflanzen auf den gut mit Mineralstoffen, insbesondere mit Stickstoff, versorgten Varianten (WE+GE, WE+NPKMg, WE+Stickstoff (+Düngesalze) hatten weniger Anwurzelungsschwierigkeiten, was im höheren Zuwachs (Tab. 6) und der kräftig grünen bis olivgrünen Nadelfarbe sichtbar wurde.

Versuchs- variante	1985	1986		1987		1988
	Sommer	Sommer	Herbst	Sommer	Herbst	Sommer
WE+STER	-	-	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE+STER	-	-	-	-	-	-
WE+TR	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE+TR	-	-	-	-	-	-
WE+ST	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE+ST	-	-	-	-	-	-
WE+NEM	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE+NEM	-	-	-	-	-	-
WE	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE	-	-	-	-	-	-
WE+K	+	+	+	-	-	-
WE+Mg	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+K+Mg	+	+	+	-	-	-
WE+P	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+Ca	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+CaMgK	+	+	+	-	-	-
WE+NO3	-	IAV	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+NO3+Mg	-	IAV	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+NH4	-	IAV	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+NH4+K	-	-	-	-	-	-
WE+NO3+K	-	-	-	-	-	-
WE+NH4+Mg	-	IAV	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+NPKMg	-	-	-	-	-	-
WE+Ca+NPKMg	-	-	-	-	-	-
WE/R	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE/R	-	-	-	-	-	-
WE+ST/R	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+TR/R	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE+TR/R	-	-	-	-	-	-
WE/Zw	AV	AV	AV	AV	AV	AV
WE+GE/Zw	AV	ER	ER	ER	ER	ER
WE+NEM/Zw	AV	AV	AV	AV	AV	AV
WE/E	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE/E	-	-	-	-	-	-
WE+ST/E	++	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+TR/E	+	+	IAV	IAV	IAV	IAV
WE+GE+TR/E	-	-	-	-	-	-

Tab. 5 Auftreten von Vergilbungserscheinungen im Zeitraum 1985-1988.

- = Keine Vergilbung

+ = Auftreten einer N-Mangelvergilbung alle Nadeljahrgänge erfassend.

++ = Besonders starke N-Mangelvergilbung mit Nadelverlust älterer Nadeljahrgänge.

AV = "akute Vergilbung" des ausgegrabenen Fichtenmaterials aus dem Bayerischen Wald.

IAV = Induzierte "akute Vergilbung" bei Baumschulmaterial.

ER = Wiederergrünung des zuvor "akut vergilbten" Fichtenmaterials aus dem Bayerischen Wald. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Vegetationsperiode 1986:

Im Versuchsjahr 1986 setzte der Knospenbruch bei den ausreichend mit Mineralstoffen versorgten Versuchsvarianten (WE+GE, WE+NPKMg usw.) bereits Anfang Mai ein, während der Knospenbruch auf den Mangelvarianten (WE) in der Regel eine Woche später erfolgte.

Auf den WE-Varianten ohne Stickstoffdüngung blieb eine allgemeine gelb-gelbgrüne Verfärbung der Nadeln, die die gesamte Nadel gleichmäßig erfaßt, bestehen (Tab. 5). Fichten auf den WE+GE-Varianten fielen nach wie vor durch ein intensiveres Grün auf, obwohl sich auch hier eine leichte Reduktion der Chlorophyllgehalte aller Nadeljahrgänge andeutete.

Zur Vermeidung einer Überlagerung des gesuchten Schadbildes der "akuten Vergilbung" durch den Effekt des Stickstoffmangels wurden Ende September 1986 2/3 der Fichten jeder Variante mit Stickstoff (NaNO_3) nachgedüngt.

Bei den Versuchsvarianten mit Stickstoffdüngung ohne zusätzliche Kaliumdüngung (WE+NO₃, WE+NH₄) deutete sich unabhängig von dieser Stickstoffmangelvergilbung bereits in der 2. Junidekade eine Vergilbung des 2. und 3. Nadeljahrganges an. Mitte Juli war diese Vergilbung voll ausgeprägt und entsprach dem Erscheinungsbild der "akuten Vergilbung"; betroffen waren der 2. und 3. Nadeljahrgang, die Vergilbung griff nicht auf den jüngsten Nadeljahrgang über (Foto 1). Die Vergilbung schritt von der Nadelspitze zur Basis fort und betraf weitgehend die dem Licht zugewandte Nadeloberseite (Tab. 5). Im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode schwächte sich die Vergilbung auf diesen Varianten wieder ab, während sie bei den Fichten auf den unge düngten WE-Varianten aller 3 Pflanzenherkünfte erst jetzt und in der Regel etwas weniger stark ausgeprägt auftrat (Foto 2). Betroffen von diesem Vergilbungssymptom waren auch Fichten auf den WE+TR und WE+ST-Varianten. Auch die prophylaktische Nematizidbehandlung (WE+NEM) und Bodensterilisation (WE+STER) der WE-Varianten verhinderten das Auftreten dieser Vergilbung nicht (Tab. 5), so daß es keine Anhaltspunkte für die Beteiligung biotischer Krankheitserreger im Containerversuch gab.

Im Gegensatz zu der Induktion von Nadelvergilbungen bei gesundem Baumschulmaterial auf der Walderde konnte durch den Zusatz von Gartenerde zu der Walderde bereits in der Vegetationsperiode 1986 eine Wiederergrünung der an "akuter Vergilbung"



Foto 1: Induzierte "akute Vergilbung" nach Ammoniumsulfatdüngung im Juli 1986.

Foto 2: Induzierte "akute Vergilbung" auf der ungedüngten Walderde im September 1986.

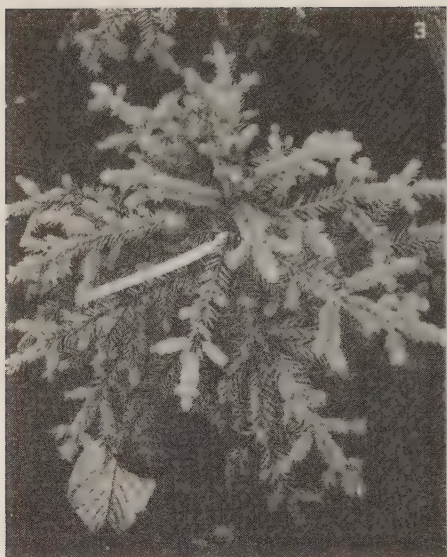


Foto 3: "akute Vergilbung" einer ausgegrabenen Fichte aus dem Bayerischen Wald (Zwiesel).

Foto 4: Wiederergrünung einer ausgegrabenen ehemals "akut vergilbten" Fichte aus dem Bayerischen Wald (Zwiesel).

Foto 5: Leichte Schäden bei einer Fichte mit Kaliummangel (Gruppe II, vgl. Kap. 3.5.) nach 43 tägiger Ozonbegasung mit einer Durchschnittsdosis von $642.9 \text{ ppb O}_3 \text{ m}^{-3}$.

erkrankten Fichten aus dem Bayerischen Wald (WE+GE/ZW) erzielt werden (Foto 3,4, Tab. 5).

Vegetationsperiode 1987:

In der Vegetationsperiode 1987 trat bei den gut mit Nährstoffen versorgten Versuchsvarianten (WE+GE, WE+NPKMg, usw.) der Knospenbruch bereits in der 2. Aprildekade auf, während bei den ungedüngten WE-Varianten der Knospenbruch wie im Vorjahr ca 1 Woche später erfolgte.

Besonderen Einfluß auf den Austriebsbeginn hatte die Stickstoffversorgung. Dies wurde an dem in der Regel verzögertem Knospenbruch der Pflanzen 1-7 jeder Variante deutlich, die nicht wie die Versuchspflanzen 8-21 im Herbst 1986 mit Stickstoff nachgedüngt worden waren. In der Vegetationsperiode 1987 wurden dieselben, der vorausgegangenen Vegetationsperiode entsprechenden, Vergilbungssymptome beobachtet (Tab. 5).

Aufgrund des etwas frühzeitigeren Austriebes trat 1987 die der "akuten Vergilbung" entsprechende Neuvergilbung des jetzt einjährigen Nadeljahrganges schon Anfang Juni auf einigen Varianten sehr stark (WE+NH₄, WE+NH₄+Mg) auf anderen Varianten etwas weniger stark ausgeprägt (WE, WE+NO₃, WE+NO₃+Mg, WE+Ca,) auf. Die Vergilbungssymptome nahmen im weiteren Verlaufe der Vegetationsperiode wie im Vorjahr wieder ab, blieben jedoch auch im Herbst deutlich erkennbar (Tab. 5). Auf Varianten mit Stickstoffdüngung ohne Kaliumdüngung (WE+NH₄, WE+NH₄+Mg, WE+NO₃, WE+NO₃+Mg) ergab sich im Spätherbst 1987 auch eine blaßgelbe Nadelverfärbung des jüngsten Nadeljahrganges, die auch teilweise auf den ungedüngten WE-Varianten der verschiedenen Fichtenherkünfte vorzufinden war.

Vegetationsperiode 1988:

In der Vegetationsperiode 1988, die in die weitere Auswertung nicht eingeht, wiederholten sich die Entwicklung der Vergilbungen der beiden Vorjahre. Auch die an "akuter Vergilbung" erkrankten Fichten aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw) zeigten auf dem ungedüngten Walderdesubstrat weiterhin die entsprechenden Nadelverfärbungen, während Fichten der Versuchsvariante WE+GE/Zw keine neuauftretenden Vergilbungssymptome aufwiesen.

Besonders hinzuweisen ist auf das Baumschulmaterial, welches im November 1984 auf der Versuchsfläche im Bayerischen Wald gepflanzt wurde. In der Vegetationsperiode 1987 wurde festge-

stellt, daß dieses Fichtenmaterial die gleichen Krankheits-symptome wie der umgebende Fichtenbestand entwickelt hatte und die Symptome der "akuten Vergilbung" zeigte. Diese Symptome konnten auch im Sommer 1988 beobachtet werden.

3.1.2. Zuwachs, Nadelfarbe und Benadelung

Die Beziehung zwischen Zuwachsleistung und Mineralstoffernährung von Bäumen wird seit langem insbesondere durch Standort-vergleiche untersucht. Standortvergleiche beeinhalteten jedoch die Schwierigkeit den Einfluß einzelner Parameter auf die Zuwachsleistung zu isolieren. Im Containerversuch konnte aufgrund des einheitlichen, nährstoffarmen Bodensubstrats durch Zudüngung von Mineralstoffen, bzw. Simulation unterschiedlicher klimatischer Wuchsbedingungen, der Einfluß einzelner "Stand-ortsfaktoren" isoliert untersucht werden. Dies gilt insbeson-dere im Bereich einer suboptimalen Nährstoffversorgung, wie sie auch in den Waldschadensgebieten vielfach beobachtet wurde.

Zwischen der Absterbehäufigkeit der Apikalknospe und der Mine-ralstoffversorgung der Versuchspflanzen besteht ein deutlicher Zusammenhang. Im Versuchsjahr 1986 zeigten vor allem Versuchs-varianten mit Stickstoffmangel (WE, WE+P, WE+Ca, WE+CaMgK usw.) teilweise einen über 50 %-igen Ausfall der Apikalknospe, wäh-rend Fichten mit optimaler Nährstoffversorgung unabhängig von der Fichtenherkunft wenig betroffen waren (WE+GE, Tab.6). Als Ursache des Ausfalles der Apikalknospe 1986 werden die strengen Fröste im Februar ($< -20^{\circ}$) und eine durch extremen Stick-stoffmangel verminderte Frostresistenz vermutet (vgl. Kap. 3.3.3.).

Auch im Versuchsjahr 1987 konnten Ausfälle, jedoch in weit ge-ringerem Maße, festgestellt werden. Besonders betroffen waren Fichten auf den ungedüngten WE-Varianten, und wenn zusätzlich Trockenheit und Staunässebedingungen simuliert wurden (Ausfall WE+TR= 45 %, WE+ST= 35 %, WE+ST/E = 31 %, Tab.6). Auffallend hohe Ausfälle der Apikalknospe konnten bei WE+P (42%), WE+ NO3 (40 %) und WE+NH4+Mg (58 %) beobachtet werden. Am empfindlichsten erwiesen sich jedoch die "akut vergilbten" Fich-ten aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw= 80%, WE+NEM= 62 %,Tab.6).

Der Zuwachs des Apikaltriebes (Tab. 6) und der Seitentriebe (Tab. 7) wurde in den 3 Versuchsjahren von verschiedenen Faktoren überlagert. 1985 waren vermutlich die Anwurzelungsschwierigkeiten und die N-Reserven maßgeblich, so daß in der Regel nur bei zusätzlicher Stickstoffdüngung höhere Zuwächse als auf den ungedüngten WE-Varianten zu finden waren. Im folgenden Versuchsjahr (1986) entwickelte sich ein allgemeiner Stickstoffmangel, der zu einem allgemein sehr niedrigen Zuwachsniveau führte. Dadurch kamen Unterschiede zwischen mit Stickstoff gedüngten ($\text{WE}+\text{NO}_3$, $\text{WE}+\text{NH}_4$, $\text{WE}+\text{NH}_4+\text{K}$, $\text{WE}+\text{NO}_3$) bzw. allgemein gut mit Mineralstoffen (incl. Stickstoff) versorgten und den ungedüngten WE-Varianten (+ Erdalkalidüngung) besonders zur Geltung. 1987 wurde das Stickstoffdefizit des Vorjahres durch eine allgemeine Stickstoffnachdüngung ausgeglichen, so daß das allgemeine Zuwachsniveau wieder angehoben wurde.

Die Unterschiede zwischen den Behandlungsgruppen manifestierten sich vor allem im kumulativen Höhenzuwachs der 3 Versuchsjahre (Abb. 5). Die Ergebnisse sind in der Regel auch auf die einzelnen Jahreszuwächse im Apikal- und Seitentrieb übertragbar:

- Eine optimale Nährstoffversorgung durch Zumischung von Gartenerde zur Walderde ($\text{WE}+\text{GE}$) führte bei allen Fichtenherkünften zu den größten Höhen- und Seitentriebzuwächsen (Tab. 6, Tab. 7), wobei die kumulativen Höhenzuwächse bis zu 75% ($\text{WE}+\text{GE}/\text{R}$) über den Zuwächsen der ungedüngten WE-Varianten lagen (Abb. 5).

Eine optimale Nährstoffversorgung führte auch bei den an "akuter Vergilbung" erkrankten Fichten aus dem Bayerischen Wald ($\text{WE}+\text{GE}/\text{Zw} = 16.5 \text{ cm}$) neben einer Wiederergrünung zu einer 70% Zunahme des kumulativen Zuwachses ($\text{WE}/\text{Zw} = 9.75 \text{ cm}$).

- In Übereinstimmung mit Befunden aus dem Freiland (BAULE und Fricker, 1967) besteht eine positive Korrelation zwischen Stickstoffversorgung und Zuwachsleistung. Alle mit Stickstoff gedüngten Varianten zeigten größere kumulative Zuwächse als die nicht mit Stickstoff gedüngten Varianten (Abb. 5). Der Einfluß der Stickstoffversorgung wird auch durch den allgemeinen Zuwachsrückgang im Versuchsjahr 1986 deutlich, in der der Stickstoffverlust des Bodens durch Auswaschung und Aufnahme nicht

Versuchs- variante	Nadeljahrgang 1987					Nadeljahrgang 1986				Nadeljahrgang 1985	
	MW	σ	Min	Max	kein Aus- trieb [%]	MW	σ	Max	kein Aus- trieb [%]	MW	σ
WE+STER	3.8	2.3	2	10	28	.91	.5	1.5	62	7.6	1.9
WE+GE+STER	7.6	2.5	3.5	11	16	2.9	2.5	8.3	10	7	2.6
WE+TR	4.6	2.1	1.5	8	45	.9	.6	1.5	33	4.6	1.4
WE+GE+TR	11.8	4.0	6.5	20	20	5.3	3.6	14	13	4.5	2.1
WE+ST	3.8	2.0	1	7	35	1.6	1.5	2.6	58	4.7	1.9
WE+GE+ST	7.4	4.0	2.5	16	0	2.1	1.2	4.8	40	5.2	2.2
WE+NEM	5.2	2.5	1	8.5	9	1.2	.5	2.5	22	4.6	1.6
WE+GE+NEM	12.6	5.5	6	23	7	5.3	3.9	15.6	5	4.4	1.5
WE	4.9	2.2	2.5	11.5	25	1.5	.9	3.3	45	4.4	1
WE+GE	9.8	4.6	3.5	17.5	0	5.4	4.1	15.7	0	4.4	1.3
WE+K	3.9	1.7	2	8	0	1.3	.9	3.5	57	4.4	1.6
WE+Hg	4.8	1.8	2	7.5	23	1.1	.5	2	50	4.2	1.6
WE+K+Hg	5.2	2.3	2.3	9	28	2.3	1.5	4	37	3.7	1.6
WE+P	4.4	2.1	2	8.5	42	1.8	1.4	5.2	63	4.4	1.6
WE+Ca	4.8	1.5	1.5	7	21	1.4	.9	3.5	52	4.6	1.4
WE+Ca+HgK	5.7	2.8	2	11	21	1.7	.9	4	50	5.8	2.1
WE+NO3	5.9	3.1	3	12	40	2.3	2	8.7	14	7	2.5
WE+NO3+Hg	3.7	1.6	2	8	15	3.6	2.3	6.5	10	4.3	1.9
WE+NH4	4.4	2.2	2	8.5	0	3	2.3	9.3	24	5.9	1.8
WE+NH4+K	4.9	2.6	1.5	9.5	18	3.2	2.2	7.8	9	5.7	1.7
WE+NO3+K	5.9	2.5	2.5	10.5	18	2.7	1.7	6.7	14	4.8	1.4
WE+NH4+Hg	3.0	.9	1.5	4	58	3.1	1.8	6.9	14	5.7	1.9
WE+NPK+Hg	8.0	4.6	2	17	9	2.3	1.8	6	43	5.8	1.6
WE+Ca+NPK+Hg	9.1	4.8	3	21	7	3.6	3.1	8.58	15	4.7	1.3
WE/R	4.7	2.9	.5	9.5	9	1.9	1.6	5.6	52	9.3	1.8
WE+GE/R	14.7	6.4	7.5	29	7	4	4.4	18.8	10	9.1	1.4
WE+ST/R	5.4	2.4	2	10	14	2.5	2.3	8.6	40	9	2.3
WE+TR/R	5.9	3.1	2	14	7	1.9	1.3	4.5	40	10.3	2.3
WE+GE+TR/R	13.3	6.5	4	25.5	0	7.2	5.5	19.8	11	8.5	1.4
WE/Zw	3.7	1.4	2	6.5	80	2.05	1.4	6	53.5	4	1.9
WE+GE/Zw	7.4	3.9	1.5	13.5	0	4.1	3.9	14.4	11	5	1.8
WE+NEM/Zw	4.5	1.6	1.5	6.5	62	1.7	.6	3	47	3.2	1
WE/E	5.3	2.0	3	9.5	14	1.6	1.2	4.7	28	10.4	4
WE+GE/E	9.1	6.9	2	23	14	4.9	5.7	22.2	5	10.7	2.3
WE+ST/E	4.6	2.0	1.5	8.5	31	1.1	.4	2.1	50	8	1.3
WE+TR/E	4.3	1.9	2	8	7	1.1	.5	2.3	43	9.7	2.7
WE+GE+TR/E	8.7	4.1	1	20	0	4	3	14	47	8.8	1.9
Bemerkungen Ende 1986, Frühjahr 1987 generelle N-Düngung						schlechte N-Versorgung				Pflanzschock, N-Reserven	

Tab. 6 Höhenzuwachs [cm] und Ausfall der Apikalknospe [%]
1985-1987 der Fichtenherkünfte Hochland/Frömmel, Hochland/-
Escherode (E) und Tiefland/Renz (R). MW = Mittelwert, σ = Stan-
dardabweichung, Min = Minimalwert, Max = Maximalwert.
Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Versuchs- variante	diesj. Nadeljahrgang (1987)				vorjährig. Nadeljahrgang (1986)				3. Nadeljahrgang (1985)			
	Seitentriebzuwachs [cm]				Seitentriebzuwachs [cm]				Seitentriebzuwachs [cm]			
	MW	σ	Min	Max	MW	σ	Min	Max	MW	σ	Min	Max
WE+STER	4.4	1.2	2.5	7.0	3.8	1.3	2.0	6.5	7.1	1.8	4.0	11.0
WE+GE+STER	7.2	2.2	4.0	12.5	5.4	1.7	2.5	8.0	6.6	1.9	4.5	11.5
WE+TR	5.9	1.4	4.0	8.2	4.9	1.6	2.5	7.5	4.8	.9	3.5	6.5
WE+GE+TR	9.2	2.2	5.0	12.5	7.4	2.3	2.0	10.0	5.5	1.7	3.5	8.5
WE+ST	4.6	1.4	2.5	7.5	2.7	1.3	1.5	6.0	6.0	3.5	3.5	17.0
WE+GE+ST	7.2	2.0	4.5	11.5	4.9	2.0	2.3	10.0	5.5	1.6	3.0	9.0
WE+NEM	6.6	1.9	2.5	10.0	3.3	1.1	1.0	5.5	5.7	2.4	3.0	13.5
WE+GE+NEM	9.4	2.4	5.5	13.0	6.7	2.1	4.0	11.0	4.9	1.3	2.5	7.0
WE	5.2	2.4	2.0	10.5	2.7	.6	2.0	4.0	5.2	1.5	3.7	9.5
WE+GE	9.0	3.1	5.0	15.0	6.3	1.2	5.0	9.0	5.3	.9	4.0	7.0
WE+K	4.5	1.4	1.5	7.5	2.1	.5	1.5	3.0	5.9	1.2	4.0	8.5
WE+Hg	4.8	1.0	3.0	6.0	2.7	.5	2.0	3.5	5.3	2.8	3.0	16.5
WE+K+Hg	5.6	1.4	3.7	7.5	2.9	1.5	1.5	7.0	4.9	2.1	3.0	12.5
WE+P	5.4	1.8	2.5	10.0	2.4	.6	1.7	3.5	5.1	1.2	3.0	8.0
WE+Ca	5.2	1.4	3.0	8.0	2.6	1.1	1.5	5.5	5.6	.8	4.0	7.5
WE+Ca+Mg+K	4.8	1.9	2.3	9.5	2.2	1.1	1.0	4.5	5.5	1.5	2.5	7.5
WE+NO3	5.0	1.4	3.0	8.0	5.0	1.4	3.0	8.0	6.2	1.4	3.7	8.5
WE+NO3+Hg	4.6	1.7	1.5	8.0	4.6	1.7	1.5	8.0	4.9	1.5	3.0	7.5
WE+NH4	5.1	1.4	3.5	8.5	4.7	1.5	2.0	7.0	5.8	1.7	3.0	9.5
WE+NH4+K	7.1	2.0	5.0	12.0	5.0	1.5	3.0	8.5	6.3	1.1	4.5	8.5
WE+NO3+K	5.7	2.2	3.0	9.5	4.5	1.7	2.0	8.0	5.1	1.3	3.0	7.5
WE+NH4+Hg	4.2	1.7	1.5	8.0	5.0	1.0	3.0	7.0	5.3	1.3	3.0	8.5
WE+NPK+Hg	7.9	2.1	4.0	11.0	3.6	2.1	1.0	9.0	6.1	1.0	4.0	8.5
WE+Ca+NPK+Hg	7.0	2.4	2.5	11.5	4.4	2.4	1.5	12.0	5.3	1.3	2.0	7.5
WE	5.4	1.5	3.2	8.0	2.7	1.0	2.0	5.5	4.5	1.1	2.5	6.5
WE/R	5.1	2.0	2.5	9.0	3.1	.9	1.5	5.0	7.8	1.3	4.8	10.0
WE+GE/R	8.0	3.0	2.0	13.0	5.9	2.2	3.0	11.5	7.9	1.4	6.0	10.5
WE+ST/R	5.3	1.7	2.0	9.0	2.8	.7	1.5	4.0	7.5	1.8	4.0	11.0
WE+TR/R	4.8	1.9	2.0	9.0	3.1	.9	1.5	4.5	9.0	1.8	6.5	12.5
WE+GE/R	8.8	3.2	3.5	14.0	7.4	2.1	3.5	4.5	7.4	3.0	4.5	18.0
WE/Zw	3.9	1.9	.5	7.0	2.8	1.1	1.5	5.0	4.8	1.1	2.2	7.0
WE+GE/Zw	4.9	3.1	.5	9.5	6.6	2.4	3.0	11.0	5.5	1.6	3.0	10.0
WE+NE/Zw	4.4	2.3	1.0	7.5	3.2	.9	1.5	5.0	4.3	1.0	2.5	6.5
WE/Zw	2.3	1.8	.7	6.5	2.9	.9	2.0	4.5	4.5	1.5	2.3	7.0
WE/E	3.9	1.8	1.0	6.5	3.2	1.0	2.0	5.5	8.9	1.7	5.0	12.0
WE+GE/E	5.1	2.2	2.0	10.0	6.9	3.0	3.0	12.0	9.4	1.6	6.5	12.0
WE+ST/E	6.2	1.5	4.0	10.0	2.9	.9	1.5	4.5	7.6	1.6	6.0	12.0
WE+TR/E	5.8	2.4	1.8	12.0	2.9	.9	1.8	5.5	8.6	2.1	3.5	11.5
WE+GE+TR/E	6.6	3.0	1.5	12.0	6.3	2.2	3.5	11.0	8.0	1.5	6.0	10.5

Tab. 7 Seitentriebzuwächse [cm] im 3. Wirtel (1987) der Nadeljahrgänge 1987, 1986, 1985 der Fichtenherkünfte Hochland/Frömmel, Hochland/ Escherode (E) und Tiefland/Renz (R).
 MW = Mittelwert, σ = Standardabweichung, Min = Minimalwert, Max = Maximalwert. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

durch eine Nachdüngung ausgeglichen wurde (Tab.6). Besonders auffallend sind die kumulativen Höhenzuwächse der mit Stickstoff gedüngten Varianten ($WE+NH_4=13.3$ cm, $WE+NO_3=15.2$ cm), die sich nicht wesentlich von den zusätzlich mit Kalium gedüngten Varianten ($WE+NH_4+K=13.8$ cm, $WE+NO_3+K=13.4$ cm) unterschieden. Dies gilt auch wenn man nur die Jahreszuwächse in den Versuchsjahren 1986 und 1987 vergleicht und ist insofern erstaunlich, als die mit NO_3 bzw. mit NH_4 gedüngten Fichten starke Symptome der "akuten Vergilbung" aufwiesen, die eine verminderte Assimilationsleistung und damit Zuwachsleistung vermuten ließ. Dieses Ergebnis macht die überragende Bedeutung von Stickstoff für den Zuwachs deutlich und zeigt, daß Rückschlüsse vom Vergilbungsgrad auf den Zuwachs bei ausreichender Stickstoffversorgung nicht ohne weiteres möglich sind.

- Der Vergleich des kumulativen Höhenzuwachses, sowie der einzelnen Jahreszuwächse ergab keinen eindeutigen Effekt von Einzeldüngungen mit Calcium, Magnesium, Kalium und Phosphat auf den Zuwachs (Tab.6). Der kumulative Höhenzuwachs stieg allerdings mit zunehmender Anzahl zugegebener Alkali und Erdalkalimineralstoffe,

WE (10.8 cm) = $WE+K$ (9.6 cm) < $WE+K+Mg$ (11.2 cm) < $WE+Ca+Mg+K$ (13.2 cm)

sowie durch Zugabe von Stickstoff und Phosphat

$WE+NPKMg$ (16.1 cm) < $WE+Ca+NPKMg$ (17.4 cm).

Der höchste kumulative Höhenzuwachs wurde bei der $WE+GE$ -Variante gefunden (19.6 cm).

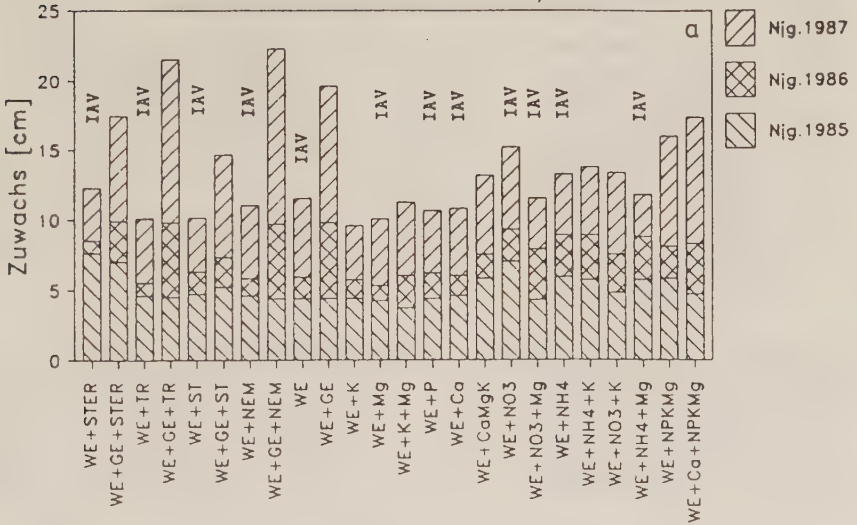
- Faktoren wie Staunässe und Trockenheit zeigten nur teilweise einen Effekt in Abhängigkeit von der Fichtenherkunft.

Auf Staunässe reagierte das Fichtenmaterial des Hochland/Escherode-Klons besonders empfindlich mit 21% niedrigerem Zuwachs ($WE+ST/E$, Abb. 5) im Vergleich zur ungedüngten WE/E -Variante, was mit der Beobachtung einer Nadelvergilbung und eines Nadelverlustes älterer Nadeljahrgänge bei dieser Versuchsvariante zusammenfällt. Staunässe verminderte auch bei der Fichtenherkunft Hochland/Frömmel den Zuwachs der $WE+GE+ST$ Variante um 25% gegenüber der $WE+GE$ -Variante (19.6 cm).

Eine verminderte Wasserzufuhr über den Boden führte bei der Hochland/Escherode Herkunft hingegen nur zu 13% reduziertem

Kumulativer Apikalzuwachs 1985–1987

Pflanzenherkunft Hochland/Frömmel



verschiedene andere Pflanzenherkünfte

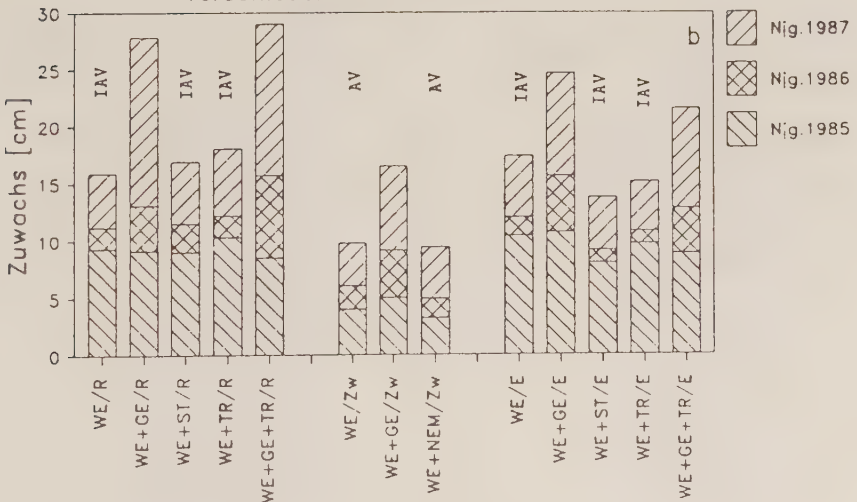


Abb. 5 a,b Kumulativer Höhenzuwachs 1985–1987 verschiedener Fichtenherkünfte. (IAV= induz. "akut vergilbt", AV= "akut vergilbt"). Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

kumulativen Höhenzuwachs unabhängig von der Nährstoffversorgung (WE/E und WE+GE/E). Eine Reduktion des Zuwachses durch Trockenheit konnte bei der Hochland/Frömmel und der Tief-land/Escherode Herkunft sowohl bei den ungedüngten WE-Varianten, wie auch bei der WE+GE-Varianten nicht nachgewiesen werden. Die Schwierigkeit des Nachweises eines Trockenheitseffektes auf den Zuwachs könnte mit der Schwierigkeit einer absolut dichten Abdeckung der Bodenoberfläche, mit der ausreichenden Durchfeuchtung des Bodens im Frühjahr und der Wasserbenetzung oberirdischer Pflanzenteile während der Vegetationsperiode zusammenhängen.

Die Wirkung der verschiedenen Düngungsmaßnahmen machten sich auch in der Nadelfarbe bemerkbar (Abb. 6). Bei den ungedüngten WE-Varianten und den nicht mit Gartenerde oder zusätzlichem Kalium gedüngten Varianten war die Nadelfarbe deutlich heller. Die ausgeprägtesten Vergilbungssymptome traten auf der WE+NH₄+Mg, gefolgt von den WE+NH₄ und WE+NO₃-Varianten auf.

Eine Beziehung zwischen Nadelverlust und Mineralstoffversorgung konnte bei der Begutachtung im Oktober 1987 für die Mehrzahl der Versuchsvarianten für den 1. bis 3. Nadeljahrgang nicht festgestellt werden. Deutliche Nadelverluste zeichneten sich jedoch für alle Versuchsvarianten im 4. Nadeljahrgang (1984 gebildet) ab, die bei unausgeglichener Nährstoffversorgung stärker ausfielen (Abb. 7). Nur bei an "akuter Vergilbung" erkrankter Fichten aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw, WE+NEM/Zw, usw.), sowie bei der auf Staunässe besonders empfindlich reagierenden Hochland/Escherode Herkunft (WE+ST/E) konnten auch in jüngeren Nadeljahrgängen Nadelverluste festgestellt werden.

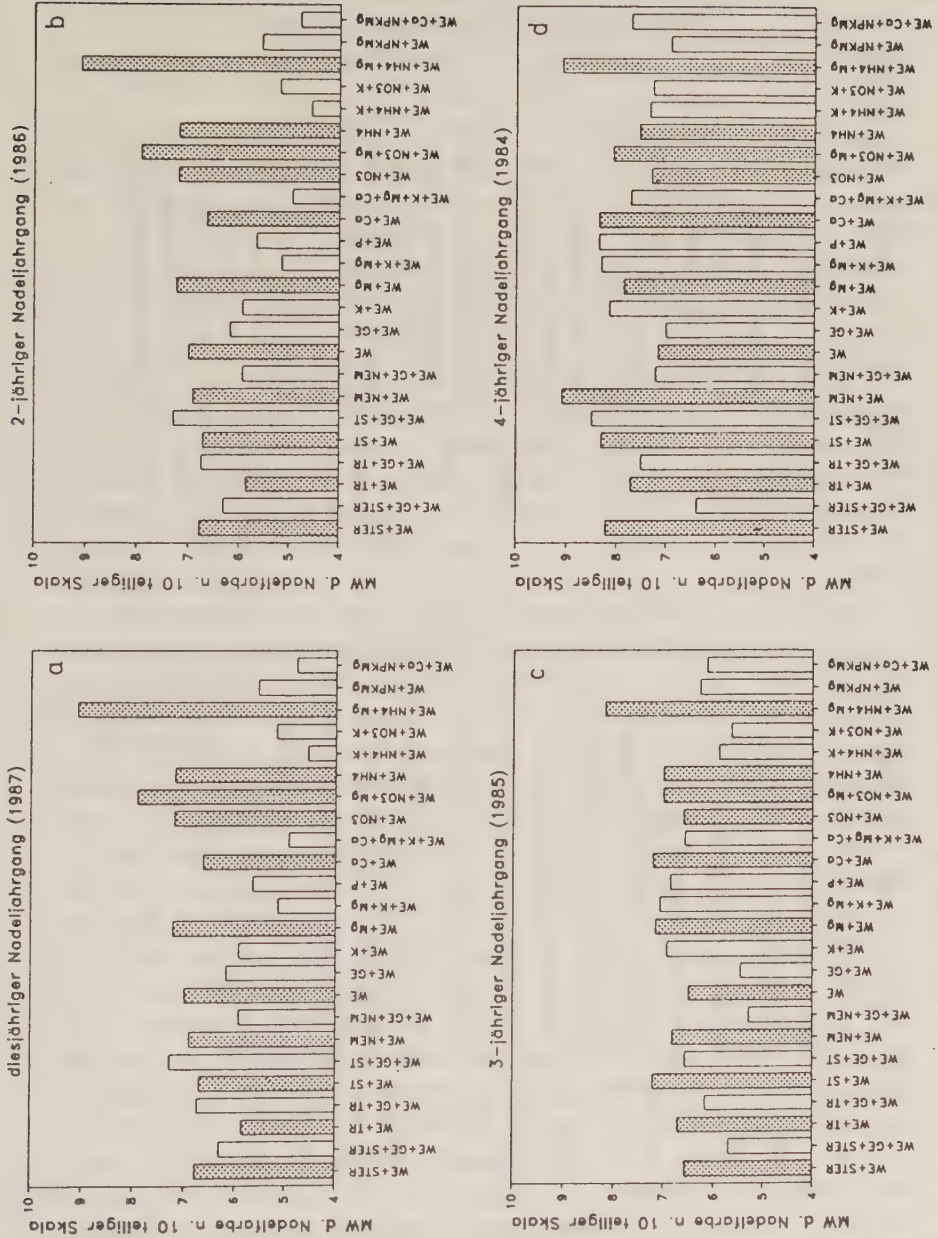


Abb. 6 a-d Einfluß unterschiedlicher Kulturbedingungen auf die Nadel-
farbe im 3. und 4. Wirtel (1=dunkelgrün, 10=strohgelb) verschiedener
Nadeljahrgänge der Hochland/Frömmel-Fichten im Oktober 1987. Punk-

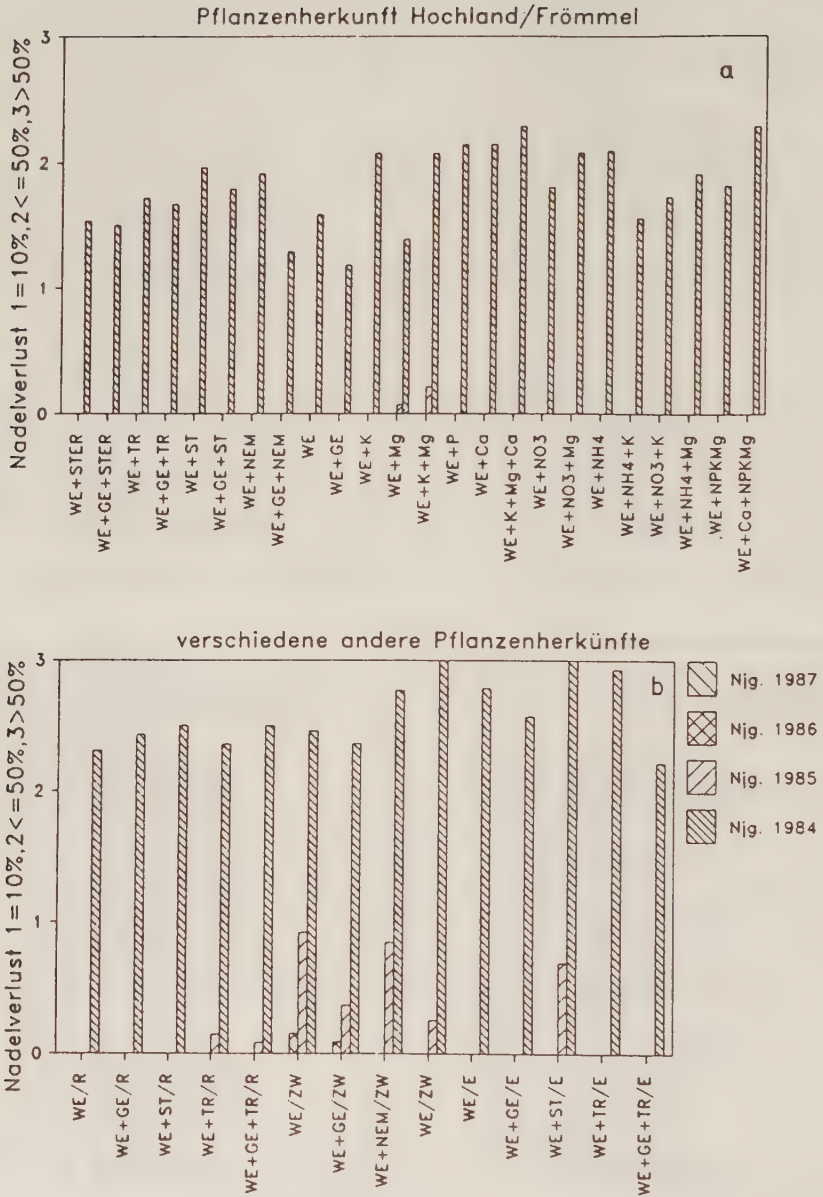


Abb. 7 a,b Einfluß unterschiedlicher Kulturbedingungen auf den Nadelverlust verschiedener Nadeljahrgänge im Oktober 1987. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

3.1.3. Anfälligkeit gegenüber biotischen Schaderregern

3.1.3.1. Pilzbefall der oberirdischen Organe

Im September des Versuchsjahres 1985 trat innerhalb weniger Tage bei einigen Fichten insbesondere bei der Variante WE+TR und WE+ST/E eine akute Braunverfärbung aller Nadeljahrgänge auf. Dieses Krankheitsbild wurde durch ein Absterben des Rindengewebes an der Stammbasis, vermutlich durch einen Phytophthora-Befall (Auskunft Dr. Riedel) hervorgerufen. Der eindeutige Beweis konnte nicht erbracht werden, da das isolierte Pilzmycel keine Konidien bildete. Auf Anraten der Landesanstalt für Bodenkultur und Obstbau alle Bäumchen mit dem Fungizid "Aliet" behandelt. Dieses Fungizid besitzt ein sehr enges Wirkungsspektrum, so daß die Gefahr eines Ausschaltens von Erregern, die möglicherweise am Symptom der "akuten Vergilbung" beteiligt sind, minimiert wurde.

Generell traten auf vergilbten Nadeln älterer Nadeljahrgänge der Varianten WE und WE+TR aller Fichtenherkünfte punktuelle Nadelnekrosen und Verfärbungen auf. Die Nadeln konnten im Herbst rotbraun verfärben und fielen dann ab. Die Prüfung auf endogene Nadelpilze durch Auslegen der Nadeln nach Oberflächensterilisation auf Malzagar ergab verschiedenartige Myzelien u.a. von Lophodermium spec. und Rhizosphära spec.. Die Überprüfung der Ergebnisse durch die Landesanstalt bestätigten das Vorkommen dieser beiden Pilze in den Nadeln.

Bei der Einzelbegutachtung aller Fichten wurden bei zahlreichen Pflanzen im unteren Teil der Sproßachse Wunden und Rindenüberwallungen festgestellt. Teilweise konnten diese Verletzungen auch an älteren Seitenzweigen festgestellt werden. Diese Rindenschäden traten sowohl bei Baumschulmaterial als auch bei dem Naturverjüngungsmaterial aus dem Bayerischen Wald auf. Der prozentuale Anteil verwundeter Fichten schwankte zwischen 4.7 % und maximal 43 %. Nur bei $\frac{1}{4}$ aller Versuchsvarianten waren keine derartigen Rindenanomalien feststellbar.

Nachdem Rindenpilze in den Höhenlagen des Schwarzwaldes, des Fichtelgebirges und des Bayerischen Waldes festgestellt worden waren (KANDLER, pers. Mitteilung), wurden Rindenstücke und Nadeln solcherart verletzter Bäume auf Pilzbefall untersucht. Kleine Rindenstückchen sowie Nadeln von 3 Nadeljahrgängen wur-

den oberflächensterilisiert und auf Malzagar ausgelegt. Aus den Rindenstücken entwickelte sich ein einheitliches Pilzmycel, während die Nadeln keine Myzelien aufwiesen. Eine Bestimmung der Pilzkulturen konnte wegen des Fehlens von Konidien nicht vorgenommen werden. Eine Ausdehnung der Wunden auf jüngere Stamm und Zweigabschnitte, wie bei einer massiven Pilzinfektion zu erwarten wäre, wurde im weiteren Versuchsverlauf nicht beobachtet.

Die Rindenverletzungen könnten allerdings auch auf mechanische Verletzungen bei der Bodenbearbeitung in den Baumschulen zurückzuführen sein, wie eine Befragung von Baumschulmitarbeitern ergab. Schwer vorstellbar sind diese mechanischen Verletzungen allerdings bei dem Naturverjüngungsmaterial aus dem Bayerischen Wald.

3.1.3.2. Insektenbefall

Im Frühjahr 1986 wurden Fichten aller Versuchsvarianten nach dem Aufbrechen der Knospen von der kleinen Fichtengallenlaus befallen, weswegen alle Fichten mit "Thiodan" gespritzt wurden. Im Frühsommer 1986 trat bei Fichten der Herkunft Hochland/Frömmel bei den Varianten WE und WE+CaMgK eine gelbgraue Nadelverfärbung und ein "matt" werden der Nadeln infolge eines massiven Spinnmilbenbefalls auf. Prophylaktisch wurden alle Bäumchen des Containerversuchs mit einem Insektizid gespritzt. Eine Erholung der bereits befallenen Fichten erfolgte nur sehr langsam.

Im Frühjahr 1987 erfolgte wiederum ein Befall mit der kleinen Fichtengallenlaus, der jedoch weit weniger stark ausgeprägt war als im Vorjahr und sich besonders auf Versuchsvarianten mit ungünstiger Mineralstoffversorgung beschränkte. Besonders ausgeprägt war der Schädlingsbefall auch auf den Versuchsparzellen "akut vergilbter" Fichten aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw). Prophylaktisch erfolgte eine Thiodan-Spritzung aller Versuchsvarianten.

Das ungleiche Auftreten dieser Krankheiten gibt einen Hinweis auf die Bedeutung des Ernährungszustandes für die Krankheitsanfälligkeit der Fichte. Gleichzeitig wird die Notwendigkeit

gezielter Pflanzenschutzmaßnahmen für derartige Versuche mit einer sehr begrenzten Anzahl von Versuchspflanzen deutlich.

3.2. Einfluß der Kulturbedingungen auf die Nährelementversorgung der Nadeln

Im Zusammenhang mit Vergilbungserscheinungen bei Fichte wurden auf Mittelgebirgsstandorten in verschiedenen Untersuchungen Defizite in der Magnesium- und Calciumversorgung (BOSCH et al. 1983, ZECH und POPP 1983) und auf Kalkstandorten eine Kalium- (HÜTTL, 1985a) bzw. Manganunterversorgung (KREUTZER, 1970 a,b) festgestellt. Seit langem bekannt sind Vergilbungserscheinungen bei Waldbäumen aufgrund von Stickstoffmangel (BAULE und FRICKER, 1967). Diskutiert wird auch die pflanzentoxische Wirkung von Aluminiumionen, die durch eine Bodenversauerung aufgrund eines externen Säureeintrages in erhöhtem Maße freigesetzt werden sollen (ULRICH, 1984).

Im folgenden werden deswegen die mit Vergilbungserscheinungen in Verbindung gebrachten Mineralstoffe für den Containerversuch detaillierter dargestellt.

Die überwiegend sehr niedrigen Stickstoffgehalte (bis minimal 0.43 %) der Versuchsjahre 1985 und 1986 (Tab. 8) weisen auf ein Stickstoffdefizit als Ursache der Nadelverfärbung bei Fichten auf den Versuchsvarianten hin, die nicht zusätzlich mit Stickstoff gedüngt worden waren (WE, WE+CaMgK). Für diese Versuchsvarianten wurden auch entsprechend hohe C/N-Verhältnisse zwischen ca 80-114 erhalten.

Erst im Versuchsjahr 1987¹ konnte durch eine allgemeine N-Nachdüngung der Stickstoffgehalt drastisch erhöht und das C/N Verhältnis von max. 114 (1986: WE/steril) auf Werte um 50 gesenkt werden. Dennoch wurde nur auf wenigen, vornehmlich bei WE+GE- bzw. zusätzlich mit Stickstoff gedüngten Varianten, der Grenzbereich des Stickstoffmangels (<12 mg/g TG, BAULE UND FRICKER (1967) deutlich überschritten. Der von BAULE UND FRICKER (1967) angegebene Grenzwert für den Stickstoffmangel ist jedoch nicht mit dem Grenzwert für das Einsetzen einer

¹ 1987 wurden die Mineralstoffe der Pflanzen 8-21 bestimmt, die mit Stickstoff nachgedüngt worden waren (vgl. Kap. 2.1.2.3.).

Element Zeit Variante	Stickstoff März 1985		Oktober 1986		Juli 1987			August 87		September 1987		Dezember 1987		
	Njg.84	Njg.85	Njg.85	Njg.86	Njg.85	Njg.86	Njg.87	Njg.86	Njg. 87	Njg.86	Njg.87	Njg.85	Njg.86	Njg.87
WE/STER	6.7	6.6	4.6	4.3								7.1	7.4	9.3
GE/STER	8.8	7.4	8.3	8.2								9.2	9.4	8.8
WE+TR	10.0	10.0										11.0	11.0	14.0
WE+GE+TR	11.3	11.2	7.4	8.3								8.1	10.0	11.0
WE+ST			6.4	6.3								7.3	8.2	9.0
WE+GE+ST				6.5								8.4	9.2	8.9
WE	6.9	6.8	5.0	4.8	6.6	7.5	7.6	7.7	8.8	9.5	10.7	8.0	7.9	9.5
WE+GE	11.3	11.7	11.5	12.0	11.0	8.6	8.3	8.9	8.0	9.5	9.7	8.4	10.0	11.0
WE+CaMgK	6.5	6.2	5.1	4.9	6.5	7.5	9.5					9.7	9.6	8.7
WE+NH4	8.0	8.1	7.3	7.9	7.7	9.1	11.0	8.8	10.2	11.0	12.7	11.0	11.0	14.0
WE+NH4+K	8.7	8.4	8.0	7.3	6.8	6.9	11.0		11.1	9.8	11.9	9.8	11.0	12.0
WE+NO3					6.7	7.1	7.1	8.0	8.8	9.9	12.0	11.0	12.0	14.0
WE+NO3+K	7.2	7.5			6.7	6.5	6.8	6.3	8.4	8.8	10.1	9.3	9.8	11.0
WE+NH4+Mg					7.0	6.9	9.3	9.5	11.0	11.7	13.3	9.7	10.0	13.0
WE+NPOMg	7.8	7.9	9.4	11.0	10.0	9.6	11.0	9.1	13.0	10.7	12.7	8.9	10.0	12.0
WE/R	7.0	7.0	5.7	4.7								12.0	9.6	11.0
WE+GE/R	8.1	9.1	8.5	7.2								9.5	8.6	9.4
WE+TR/R			6.1	.0								10.0	10.0	11.0
WE+GE+TR/R			9.1	7.9								12.0	11.0	10.0
WE/Zw	6.4	7.1	5.9	5.6	7.8	7.7	9.1					8.0	7.1	8.4
WE+GE/Zw	8.5	9.2	7.3	6.7	11.0	11.0	12.0					12.0	12.0	15.0
WE/E	8.1	7.1										10.0	9.6	10.0
WE+GE/E	8.0	8.6										3.8	8.1	8.1
WE+ST/E	8.2	8.1										9.5	9.2	11.0

Element Zeit Variante	Kalium März 1985		Oktober 1986		Juli 1987			August 87		September 1987		Dezember 1987		
	Njg.84	Njg.85	Njg.85	Njg.86	Njg.85	Njg.86	Njg.87	Njg.86	Njg. 87	Njg.86	Njg.87	Njg.85	Njg.86	Njg.87
WE/STER	3.6	3.2	2.0	3.3								1.3	1.5	1.8
GE/STER	6.8	7.9	8.5	11.6								4.1	6.0	9.3
WE+TR	4.1	5.3										4.5	4.8	5.4
WE+GE+TR	7.1	6.2	8.0	11.2								6.8	8.4	11.2
WE+ST			2.7	3.2								2.1	2.2	2.4
WE+GE+ST				13.5								5.0	7.3	9.9
WE	4.8	4.0	3.0	3.6	1.5	1.7	2.2	2.2	2.1	2.2	2.6	2.1	2.0	2.3
WE+GE	8.0	7.1	10.0	12.2	2.0	5.4	7.9	7.9	10.2	9.6	11.8	6.1	9.0	10.1
WE+CaMgK	4.9	5.1	3.7	8.9	3.8	4.4	4.7					4.0	6.4	1.4?
WE+NH4	3.3	3.4	1.7	2.1	1.0	1.2	4.4	1.5	1.7	1.6	1.8	1.9	1.9	1.9
WE+NH4+K	5.6	5.2	4.2	4.7	3.1	3.4	4.6		4.3	5.8	6.8	5.5	5.2	6.8
WE+NO3					1.1	1.3	1.7	1.3	1.8	2.0	2.1	1.8	1.9	1.9
WE+NO3+K	6.4	5.4			4.5	5.1	6.4	4.0	6.3	6.4	6.9	4.4	6.0	6.1
WE+NH4+Mg					1.3	1.4	1.7	1.2	1.4	1.8	1.7	1.0	1.0	1.3
WE+NPOMg	7.0	7.2	8.6	9.2	4.4	5.1	7.6		8.2	8.5	9.8	4.9	6.5	6.8
WE/R	2.8	3.2	2.6	2.9								2.7	1.6	1.4
WE+GE/R	7.7	8.3	8.6	14.2								3.2	4.5	6.6
WE+TR/R			1.8									2.0	2.0	1.8
WE+GE+TR/R			7.1	9.0								2.9	4.9	6.1
WE/Zw	3.7	3.8	3.8	3.6	1.9	1.8	2.2					2.2	2.5	2.9
WE+GE/Zw	6.6	6.4	9.9	18.0	7.4	8.8	9.3					4.2	6.1	5.6
WE/E	3.3	3.4										2.8	2.8	2.4
WE+GE/E	6.8	7.2										6.1	8.4	9.6
WE+ST/E	3.2	2.7										2.0	2.1	2.1

Tab. 8 Stickstoff- und Kaliumgehalte verschiedener Nadeljahrgänge im Versuchszeitraum 1985-1987. Alle Angaben in mg/g TG. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Element Zeit Variante	Magnesium März 1985		Oktober 1986		Juli 1987		August 87		September 1987		Dezember 1987			
	Njg.84	Njg.85	Njg.85	Njg.86	Njg.85	Njg.86	Njg.87	Njg.86	Njg. 87	Njg.86	Njg.87	Njg.85	Njg.86	Njg.87
WE/STER	1.2	1.3	1.1	1.0								.8	1.1	1.1
GE/STER	1.0	1.0	1.0	1.1								1.0	.7	.9
WE+TR	.8	1.3										.8	.7	.8
WE+GE+TR	1.1	1.0	.5	.7								1.0	1.1	.9
WE+ST			.9	.9								.9	.6	1.0
WE+GE+ST				.8								.9	.9	1.1
WE	1.1	1.3	1.1	1.0	.8	1.7	.5	.6	.8	.8	.9	.9	.7	.8
WE+GE	1.2	1.2	1.0	.9	.6	1.4	1.1	.7	1.0	1.1	1.1	1.0	.7	1.2
WE+CaMgK	.9	1.1	1.4	1.1	.9	1.0	.8					.7	.8	1.1
WE+NH4	.9	1.0	1.2	.6	.7	.6	1.3	.4	.5	.7	.6	.9	.7	.7
WE+NH4+K	.6	.7	.8	.5	.6	.3	.6		.8	.5	.8	.7	.6	.9
WE+NO3					.6	.9	.7	1.1	.8	1.4	1.0	.7	.7	.7
WE+NO3+K	.9	1.0			.6	.5	.6	.4	.7	.6	.9	.5	.4	.6
WE+NH4+Mg					1.2	.8	.6	.9	.6	1.0	1.0	2.0	1.7	1.6
WE+NPKMg	.8	.9	.7	.9	.7	0.3?	.7	.5	1.0	.9	1.2	.7	.5	.8
WE/R	.4	.5	.6	.7								.7	.7	.6
WE+GE/R	.4	.7	1.0	1.2								.6	.7	1.1
WE+TR/R			.5									.7	.7	.6
WE+GE+TR/R			.7	1.0								.7	1.0	1.0
WE/Zw	.4	.3	.6	.8	.5	.6	.5					.9	.9	.8
WE+GE/Zw	.4	.8	.9	1.2	.9	1.1	1.0					1.7	2.3	2.2
WE/E	.3	.3										.7	.8	.6
WE+GE/E	.5	.7										.8	1.2	1.2
WE+ST/E	.4	.3										.7	.7	.8

Element Zeit Variante	Calcium März 1985		Oktober 1986		Juli 1987		August 87		September 1987		Dezember 1987			
	Njg.84	Njg.85	Njg.85	Njg.86	Njg.85	Njg.86	Njg.87	Njg.86	Njg. 87	Njg.86	Njg.87	Njg.85	Njg.86	Njg.87
WE/STER	6.6	3.6	4.9	2.6								5.4	5.3	3.4
GE/STER	6.3	3.6	7.7	4.8								9.3	6.2	3.6
WE+TR	4.7	3.0										4.6	7.8	3.9
WE+GE+TR	7.6	4.9	6.0	3.9								10.5	10.1	4.9
WE+ST			6.4	4.5								8.0	7.9	3.7
WE+GE+ST				3.8								11.0	9.9	5.2
WE	6.0	2.6	3.5	2.7	8.8	8.8	1.3	7.4	2.8	8.0	3.3	8.8	7.0	3.0
WE+GE	6.9	5.8	9.0	3.5	2.1	11.7	4.8	10.6	4.8	11.4	5.5	12.7	11.6	8.1
WE+CaMgK	5.4	2.9	4.7	3.9	8.1	8.5	3.4					10.5	10.0	4.3
WE+NH4	4.6	3.9	5.3	2.1	9.1	7.5	13.9	4.0	1.4	4.5	2.2	5.2	5.8	3.1
WE+NH4+K	4.5	2.5	4.6	2.2	4.9	4.2	2.5		2.7	4.9	3.5	7.0	4.9	4.3
WE+NO3					7.8	6.7	1.5	7.4	1.7	7.4	3.3	7.2	7.6	3.8
WE+NO3+K	4.5	2.7			7.1	4.9	2.6	6.2	3.2	5.5	3.9	8.6	6.5	3.1
WE+NH4+Mg					6.0	4.1	1.4	6.2	2.0	5.9	2.9	8.7	6.6	3.9
WE+NPKMg	5.0	2.6	7.4	2.5	6.0	4.5	3.1	5.0	6.2	8.8	5.4	7.3	5.2	4.2
WE/R	8.0	3.2	5.0	3.7								9.0	8.5	2.8
WE+GE/R	7.5	3.7	9.9	4.7								11.9	13.1	5.4
WE+TR/R			3.3									4.1	5.6	3.5
WE+GE+TR/R			6.3	3.6									16.3	8.1
WE/Zw	2.6	2.1	4.3	4.5	5.7	6.7	1.9					7.6	6.7	3.1
WE+GE/Zw	3.4	6.1	9.3	6.7	17.5	16.7	6.3					13.2	13.1	9.7
WE/E	5.9	1.3										5.7	5.4	2.6
WE+GE/E	6.4	3.7										8.7	8.4	5.3
WE+ST/E	6.6	1.7										7.8	8.2	4.1

Tab. 9 Magnesium- und Calciumgehalte verschiedener Nadeljahrgänge im Versuchszeitraum 1985-1987. Alle Angaben in mg/g TG. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Element Zeit Variante	Phosphat März 1985		Oktober 1986		Juli 1987		August 87		September 1987		Dezember 1987			
	Njg.84	Njg.85	Njg.85	Njg.86	Njg.85	Njg.86	Njg.87	Njg.86	Njg. 87	Njg.86	Njg.87	Njg.85	Njg.86	Njg.87
WE/STER	1.3	1.1	.9	1.3								1.5	2.2	2.3
GE/STER	1.7	1.7	1.7	2.2								1.1	1.2	1.5
WE+TR	1.3	1.5										1.8	2.1	2.1
WE+GE+TR	2.0	1.9	1.5	1.9								2.1	2.0	2.2
WE+ST			1.1	1.3								2.5	2.9	2.5
WE+GE+ST				1.9								1.5	2.0	2.5
WE	1.4	1.4	1.0	1.7	.9	.8	1.6	1.3	1.4	2.5	2.4	1.9	1.9	1.9
WE+GE	2.4	2.2	2.1	2.6	1.8	1.2	1.5	2.5	2.0	2.8	2.7	2.2	2.0	2.6
WE+CaMgK	1.2	1.2	1.1	1.8	1.1	1.3	1.7					2.5	3.5	1.4
WE+NH4	1.1	1.2	1.1	1.1	1.0	1.1	1.5	1.0	1.5	1.6	1.9	2.1	2.0	2.1
WE+NH4+K	1.1	1.0	1.0	1.2	1.0	.9	1.8		1.8	2.1	2.6	1.7	1.9	2.1
WE+NO3					.8	1.0	1.7	1.3	1.4	2.3	2.1	1.8	2.2	1.9
WE+NO3+K	1.2	1.1			1.0	1.0	1.5	.9	1.4	1.9	2.2	1.3	1.6	1.7
WE+NH4+Mg					.8	.9	1.7	1.3	1.8	2.7	2.6	1.9	2.6	3.1
WE+NPKMg	1.3	1.2	1.3	1.2	1.4	1.1	1.8	1.1	1.9	2.3	2.4	1.7	2.1	2.2
WE/R	1.0	1.3	.9	1.0								2.1	2.0	2.1
WE+GE/R	1.8	2.1	1.5	1.6								1.0	1.3	1.8
WE+TR/R			.7									2.1	2.0	2.0
WE+GE+TR/R			1.5	1.6								1.3	1.7	1.8
WE/Zw	1.4	1.4	1.3	1.3	1.0	1.0	1.5					2.1	2.0	1.9
WE+GE/Zw	1.7	2.0	1.7	2.2	2.0	2.5	2.5					2.9	3.4	2.7
WE/E	1.3	1.3										2.5	2.4	2.1
WE+GE/E	1.8	1.9										3.1	3.5	2.8
WE+ST/E	1.5	1.4										2.9	3.2	2.5

Element Zeit Variante	Mangan März 1985		Oktober 1986		Juli 1987		August 87		September 1987		Dezember 1987			
	Njg.84	Njg.85	Njg.85	Njg.86	Njg.85	Njg.86	Njg.87	Njg.86	Njg. 87	Njg.86	Njg.87	Njg.85	Njg.86	Njg.87
WE/STER	574	916	1147	881								992	913	666
GE/STER	28	54	71	96								45	81	94
WE+TR	196	281										475	956	645
WE+GE+TR	17	43	11	13								36	70	88
WE+ST			843	1114								1840	3000	1013
WE+GE+ST				42								18	41	49
WE	160	195	377	558	930	1458	244	1395	573	1601	830	716	937	509
WE+GE	25	50	37	23	508	22	18	21	24	38	44	30	42	51
WE+CaMgK	198	219	549	797	684	1159	523					1281	1535	1320
WE+NH4	262	291	600	465	1464	1615	26	1780	262	743	488	831	990	788
WE+NH4+K	232	272	536	398	760	1082	673		479	1525	1150	1329	1559	1234
WE+NO3					859	985	319	986	304	1118	716	656	1010	577
WE+NO3+K	186	253			754	831	467	1106	533	1048	852	791	1285	688
WE+NH4+Mg					1190	1254	455	1841	814	2143	1161	1507	2081	1356
WE+NPKMg	224	299	1017	677	853	1354	850	2095	964	1761	913	970	1305	927
WE/R	482	526	709	541								1132	997	616
WE+GE/R	280	243	167	61								136	47	51
WE+TR/R			699									969	1207	859
WE+GE+TR/R			404	70								115	106	89
WE/Zw	882	723	665	616	1470	1638	468					1694	1596	781
WE+GE/Zw	539	767	880	126	485	263	78					391	224	146
WE/E	885	475										1144	1103	506
WE+GE/E	1109	470										176	194	115
WE+ST/E	999	629										2149	2565	1135

Tab. 10 Phosphat- [mg/g TG] und Manganthalte [μ g/g TG] verschiedener Nadeljahrgänge im Versuchszeitraum 1985-1987. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Element Zeit Variante	Zink März 1985		Oktober 1986		Juli 1987		August 87		September 1987		Dezember 1987	
	Njg.84		Njg.85		Njg.85		Njg.86		Njg.87		Njg.86	
	Njg.85		Njg.86		Njg.87		Njg.87		Njg.86		Njg.87	
WE/STER	56	41	40	24							44	40
GE/STER	56	42	72	48							99	94
WE+TR	37	35									40	47
WE+GE+TR	94	59	57	50							66	101
WE+ST			29	25							63	59
WE+GE+ST				41							76	98
WE	57	38	44	35	38	26	9	35	27	36	29	62
WE+GE	86	64	95	84	14	102	53	112	52	162	78	166
WE+CaMgK	39	44	38	37	35	42	30					83
WE+NH4	39	37	36	20	30	18	105	8	8	9	12	26
WE+NH4+K	57	43	44	27	26	15	28		28	38	53	82
WE+NO3					19	14	15	17	13	26	20	45
WE+NO3+K	49	34			60	42	40	47	49	48	60	55
WE+NH4+Mg					61	25	13	15	12	22	18	39
WE+NPOMg	49	38	60	34	47	33	31	12	46	77	62	44
WE/R	25	29	27	24								59
WE+GE/R	23	32	57	46								89
WE+TR/R			16									29
WE+GE+TR/R			47	38								122
WE/Zw	33	28	40	34	34	28	11					54
WE+GE/Zw	37	63	92	63	142	150	63					181
WE/E	106	17										30
WE+GE/E	99	49										95
WE+ST/E	111	26										51
Element Zeit Variante	Eisen März 1985		Oktober 1986		Juli 1987		August 87		September		Dezember	
	Njg.84		Njg.85		Njg.85		Njg.86		Njg.87		Njg.86	
	Njg.85		Njg.86		Njg.87		Njg.87		Njg.86		Njg.87	
WE/STER	92	84	82	67							135	137
GE/STER	107	82	92	45							170	85
WE+TR	76	103									175	114
WE+GE+TR	80	86	58	36							179	125
WE+ST			131	158							182	134
WE+GE+ST				78							117	76
WE	71	85	111	40	97	81	51	126	73	119	92	182
WE+GE	73	75	52	64	46	67	36	54	37	63	55	138
WE+CaMgK	63	65	112	77	108	111	46					180
WE+NH4	58	65	116	37	101	88	85	65	32	76	42	169
WE+NH4+K	69	72	110	59	67	66	33		49	77	61	148
WE+NO3					97	67	37	75	68	105	79	106
WE+NO3+K	109	99			138	90	33	84	44	86	60	171
WE+NH4+Mg					94	69	45	77	50	81	57	151
WE+NPOMg	78	72	106	79	187	119	120	113	55	86	74	234
WE/R	96	91	101	149								134
WE+GE/R	105	92	88	62								164
WE+TR/R			95									106
WE+GE+TR/R			116	74								107
WE/Zw	80	69	106	86	129	108	75					158
WE+GE/Zw	70	74	99	62	105	58	39					166
WE/E	99	63										156
WE+GE/E	87	64										128
WE+ST/E	110	77										146

Tab. 11 Zink- und Eisengehalte verschiedener Nadeljahrgänge im Versuchszeitraum 1985-1987. Alle Angaben in µg/g TG. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Element	Schwefel		Oktober 1986		Juli 1987		August 87		September		Dezember			
Zeit	März 1985													
Variante	Njg.84	Njg.85	Njg.85	Njg.86	Njg.85	Njg.86	Njg.87	Njg.86	Njg. 87	Njg.86	Njg.87	Njg.85	Njg.86	Njg.87
WE/STER			578	558								556	546	633
GE/STER			1216	1021								774	712	752
WE+TR												850	876	936
WE+GE+TR			875	873								656	720	781
WE+ST			709	726								681	605	698
WE+GE+ST				917								860	959	918
WE			726	573		659	594	639	567	598	764	797	639	618
WE+GE			1000	1065		723	903	827	1095	790	1483	1081	1101	1557
WE+CaMgK			1044	837		638	680	662					1301	1389
WE+NH4			1022	776		661	686	1039	618	646	831	891	1138	991
WE+NH4+K			1429	911		878	644	786		740	1029	1203	1012	1068
WE+NO3						540	539	509	549	584	688	784	781	824
WE+NO3+K						688	582	597	491	663	687	800	789	809
WE+NH4+Mg						769	597	628	563	621	836	870	1066	1093
WE+NPKMg			1106	944		818	686	755	565	1025	917	1133	914	984
WE/R			786	759									886	727
WE+GE/R			1153	990									838	955
WE+TR/R			597										895	859
WE+GE+TR/R			771	717									874	896
WE/Zw			1080	794		1077	767	635					1165	936
WE+GE/Zw			987	800		1198	1139	1077					1377	1290
WE/E													1095	921
WE+GE/E													1162	1133
WE+ST/E													964	928

Element	Aluminium		Oktober 1986		Juli 1987		August 87		September		Dezember			
Zeit	März 1985													
Variante	Njg.84	Njg.85	Njg.85	Njg.86	Njg.85	Njg.86	Njg.87	Njg.86	Njg. 87	Njg.86	Njg.87	Njg.85	Njg.86	Njg.87
WE/STER	192	155	229	131								479	352	181
GE/STER	86	49	347	55								121	60	54
WE+TR	211	215										431	356	217
WE+GE+TR	45	35	75	119								141	83	74
WE+ST			454	386								603	545	216
WE+GE+ST				93								108	60	51
WE	228	202	353	216	382	296	62	290	79	524	164	533	336	149
WE+GE	59	44	74	60	63	26	14	19	15	44	30	128	59	50
WE+CaMgK	141	141	350	212	260	216	67					496	474	353
WE+NH4	280	340	550	216	489	357	34	215	85	407	172	755	583	287
WE+NH4+K	345	319	515	283	416	275	73		103	544	254	645	441	238
WE+NO3			321	248	55	255	82	399	159	434	352	164		
WE+NO3+K	178	169	331	229	59	231	98	351	148	546	367	140		
WE+NH4+Mg			343	251	70	274	110	472	189	891	570	235		
WE+NPKMg	285	238	664	311	446	318	96	257	203	511	213	777	497	221
WE/R	317	239	463	314								642	574	174
WE+GE/R	83	43	194	111								126	76	41
WE+TR/R			359									615	497	248
WE+GE+TR/R			97	76								8	43	33
WE/Zw	167	184	641	535	364	269	66					595	466	210
WE+GE/Zw	113	36	275	298	52	14	13					154	96	49
WE/E	242	190										961	596	244
WE+GE/E	127	54										120	133	56
WE+ST/E	262	172										772	618	245

Tab. 12 Schwefel- und Aluminiumgehalte verschiedener Nadeljahrgänge im Versuchszeitraum 1985-1987. Alle Angaben in µg/g TG. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

durch Stickstoffmangel bedingten Vergilbung der Nadeln gleichzusetzen. Dieser Grenzwert muß bei ca 5 mg/g TG angesetzt werden, da Fichten der Versuchsvariante WE+CaMgK trotz der Erdalkalidüngung bei diesem Stickstoffgehalt 1986 Vergilbungssymptome erkennen ließen (Tab. 5), so daß der Stickstoffgehalt als limitierender Faktor anzusehen ist.

Diesjährige Nadeln zeigten signifikant höhere N-Gehalte, als die älteren Nadeljahrgänge, wie die Regression für die N-Verteilung zwischen diesjährigen und vorjährigen Nadeln bei mittleren und hohen Stickstoffgehalten zeigt (Abb. 8). Durch die etwa gleich großen Stickstoffgehalten in beiden Nadeljahrgängen bei extremer N-Unterversorgung könnte eine Grenze für die physiologische Verlagerbarkeit des Stickstoffs ohne Absterben der Nadeln angedeutet werden.

N-Verteilung zw.d. Nadeljahrgängen
Dezember 1987

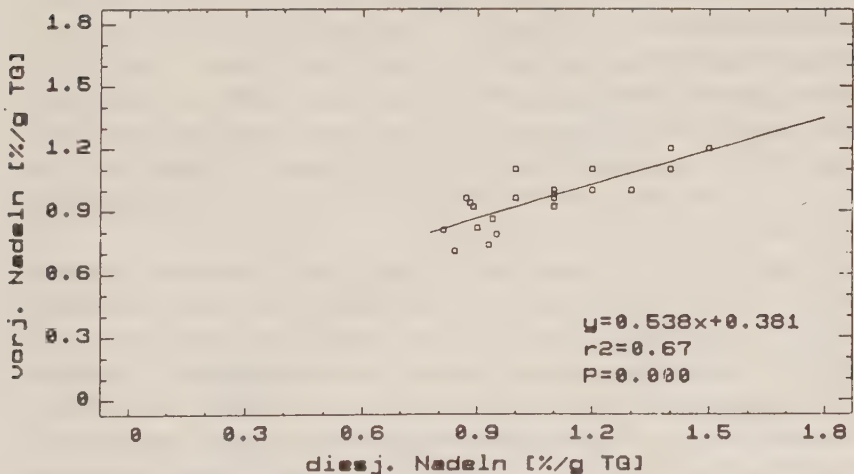


Abb. 8 Stickstoffverteilung zwischen dies- und vorjährigen Nadeln im Dezember 1987.

Die Kaliumgehalte der Nadeln variierten mit den Versuchsbedingungen sehr stark zwischen 1 mg/g TG und 11 mg/g TG.

Eine gute Kaliumversorgung wiesen die Versuchsvarianten mit Gartenerdebeimischung, Volldüngung bzw. mit K-Zudüngung auf (> 4 mg/g TG, Tab. 8).

Ausgesprochener Kaliummangel mit Konzentrationen < 4 mg/g TG (BAULE UND FRICKER 1967, ZÖTTL und HÜTTL 1985) entwickelte sich grundsätzlich auf den ungedüngten WE-Varianten, unabhängig von der Fichtenherkunft. Zudem nahm der Kaliumgehalt während des Versuchszeitraums in allen Nadeljahrgängen ab. So wurden auf der ungedüngten WE-Varianten für die Hochland-Frömmel Herkunft 1985 4 mg/g TG, 1986 3.6 mg/g TG, 1987 aber nur noch 2.3 mg/g TG Kalium in den diesjährigen Nadeln bestimmt.

Die entscheidende Rolle der Kaliumversorgung für die Induktion der "akuten Vergilbung" entsprechenden Symptome wird beim Vergleich der WE-Variante und der mit Stickstoff gedüngten Varianten ($\text{WE}+\text{NO}_3$, $\text{WE}+\text{NH}_4$) mit den zusätzlich mit Kalium ($\text{WE}+\text{NO}_3+\text{K}$, $\text{WE}+\text{NH}_4+\text{K}$) gedüngten Varianten deutlich.

Auf den WE-, $\text{WE}+\text{NO}_3$ - und $\text{WE}+\text{NH}_4$ -Varianten vergilbten während der Austriebs- und Hauptwachstumsphase 1987 die älteren Nadeljahrgänge und gleichzeitig sank der Kaliumgehalt des vorjährigen Nadeljahrganges um 43% - 54 % weit unter 2 mg K/g TG ab (Abb. 9). Die Kaliumgehalte des jüngsten Nadeljahrganges lagen hingegen über denen des vergilbenden vorjährigen Nadeljahrganges und sanken erst zum Winter hin wieder ab (Abb. 9), was mit der Ausbleichung des jüngsten Nadeljahrganges zusammenfiel (vgl. Kap. 3.1.1.).

Ein erheblicher Kaliumverlust älterer Nadeljahrgänge erfolgte auch bei den zusätzlich mit Kalium gedüngten Varianten ($\text{WE}+\text{NO}_3+\text{K}$, $\text{WE}+\text{NH}_4+\text{K}$), wobei die Kaliumgehalte jedoch weit über den für eine Vergilbung vermutlich relevanten Grenzkonzentrationsbereich (ca < 2 -2.8 mg/g TG) blieben, und dementsprechend keine Vergilbungssymptome auftraten. Der stärker ausgeprägte Kaliummangel auf den $\text{WE}+\text{NO}_3$ - und $\text{WE}+\text{NH}_4$ -Varianten resultierte aus dem Ionenantagonismus zwischen Stickstoff und Kalium (BOUMA, 1983).

Eine zusätzliche Verstärkung der Vergilbung und des Kaliummangels trat durch den Kalium/Magnesium-Antagonismus (BOUMA, 1983) bei der $\text{WE}+\text{NH}_4+\text{Mg}$ -Variante auf, bei der die niedrigsten

Dynamik d. Kaliumversorgung

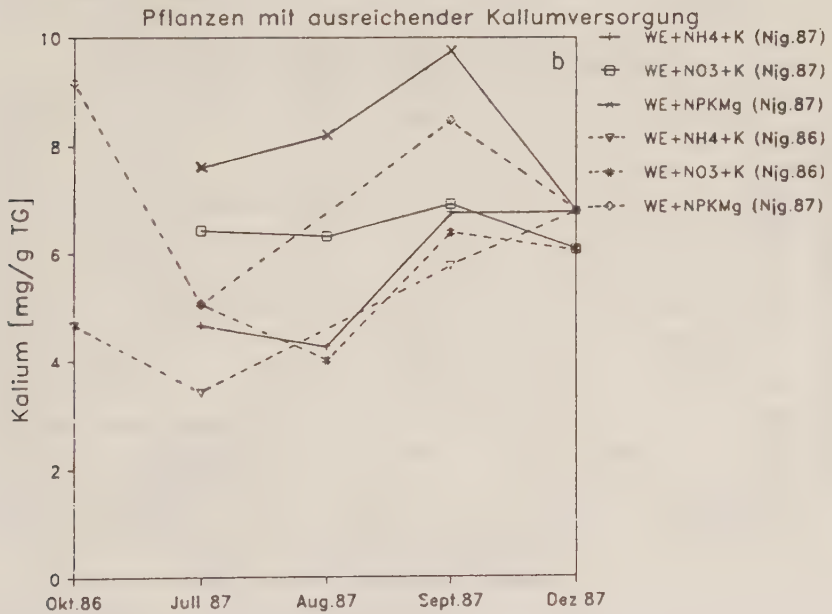
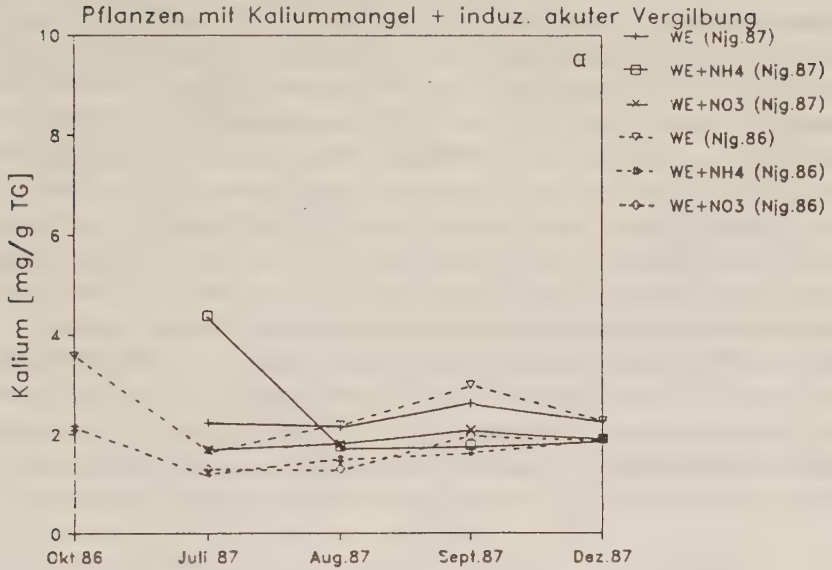


Abb. 9 a,b Dynamik des Kaliumgehaltes der Nadeln bei Kaliummangel+induz. "akuter Vergilbung" bzw. ausreichender Kaliumversorgung ohne Vergilbungssymptome.

Kaliumgehalten (1 mg/g TG) des Containerversuchs auftraten (Tab. 8).

Die Regressionsberechnung zeigt bei hohen Kaliumgehalten eine deutliche Altersabhängigkeit der Kaliumverteilung zwischen den Nadeljährgängen (Abb. 10), mit einer Bevorzugung der diesjährigen Nadeln, wie sie auch HÜTTL (1985a) in Freilandbeständen feststellen konnte. Bei niedrigen Kaliumgehalten der Nadeln sind hingegen geringere Unterschiede im Kaliumgehalt zwischen den Nadeljährgängen zu finden (Tab. 13), was auf eine verminderte Mobilität bzw. physiologische Bindung des Kaliums unter Mangelbedingungen zurückzuführen sein könnte (HÜTTL, 1985a).

Der Gehalt an pflanzenverfügbarem **Magnesium** in der Walderde war mit 7-9 mg/100g LB gering (Tab. 2). Fichten der Hochland-Frömmel Herkunft hatten im ersten Versuchsjahr vermutlich aufgrund einer Mg-Düngung in der Baumschule ausreichende Magnesiumkonzentrationen (> 1mg/g TG), während die Hochland-

K-Verteilung zw. d. Nadeljährgängen
Dezember 1987

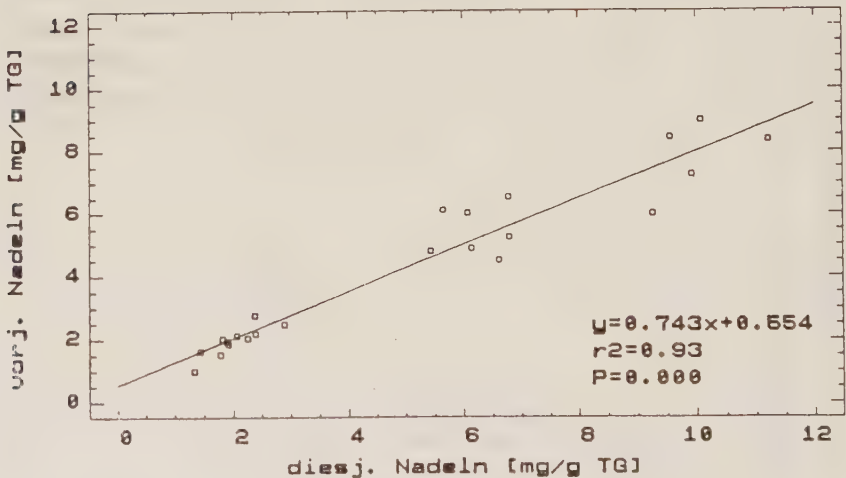


Abb. 10 Kaliumverteilung zwischen dies- und vorjährigen Nadeln im Dezember 1987.

Element	rel. Versorgungsgrad	1. Nadeljahrgang		2. Nadeljahrgang		3. Nadeljahrgang	
		mg/g TG	±	mg/g TG	±	mg/g TG	±
Stickstoff	extrem niedrig	5	100	5.57*	111	-	-
	mittel	10	100	9.1	91	9.1	91
	hoch	15	100	11.8	79	11.3	75
Kalium	extrem niedrig	2	100	2.04	102	2.22	111
	mittel	5	100	4.27	85	3.53	71
	hoch	8	100	6.49	81	4.84	61
Magnesium	extrem niedrig	.5	100	.45	90	nicht	
	mittel	1	100	.92	92	berechnet	
	hoch	1.4	100	1.3	93	($r < 0.6$)	
Calcium	extrem niedrig	2	100	7.27	364	nicht	
	mittel	4	100	10.05	251	berechnet	
	hoch	6	100	13.86	231	($r < 0.6$)	
Phosphat	extrem niedrig	1.3	100	nicht		nicht	
	mittel	1.6	100	berechnet		berechnet	
	hoch	2	100	($r < 0.6$)		($r < 0.6$)	
Mangan	extrem niedrig	.1	100	.17	170	.18	180
	mittel	1	100	1.66	166	1.31	131
	hoch	2	100	2.49	125	1.94	97
Zink	extrem niedrig	.02	100	.031	155	.034	170
	mittel	.05	100	.071	142	.07	140
	hoch	.12	100	.16	133	.152	127
Schwefel	extrem niedrig	.5	100	.69	138	nicht	
	mittel	1	100	.98	98	berechnet	
	hoch	1.5	100	1.35	90	($r < 0.6$)	
Aluminium	extrem niedrig	.05	100	.11	220	.16	320
	mittel	.2	100	.41	205	.55	275
	hoch	.3	100	.62	207	.81	270

Tab. 13 Relativer Mineralstoffgehalt verschiedener Nadeljahrgänge des 3. Wirtels im Vergleich zum jüngsten Nadeljahrgang. Berechnung erfolgte mittels Regressionsgleichungen entsprechend HÜTTL (1985a). Für alle Regressionsmodelle gilt $r > 0.6$, $P < 0.01$.

Escherode und Tiefland-Renz Herkünfte vor allem in dem ersten Versuchsjahr sehr niedrige Magnesiumgehalte (0.3 - 0.5 mg/g TG) aufwiesen, ohne jedoch eine Mg-Chlorose zu zeigen. Bis zum Dezember 1987 gelang es den Fichten auf den WE-Varianten Magnesiumgehalte zwischen 0.6-0.9 mg/g TG zu erreichen.

Für den Magnesiummangel werden unterschiedliche Grenzkonzentrationen in der Literatur angegeben. BAULE und FRICKER (1967) geben einen Grenzwert von 0.8 mg/g TG an, während KÜPPERS et al. (1985) den Grenzwert erst bei Nadelgehalten zwischen 0.3 - 0.35 mg/g TG ansetzen. Die Durchsicht verschiedener Literaturquellen zum Magnesiumgehalt "akut vergilbter" Nadeln (ZÖTTL und MIES 1983, ZÖTTL 1985a/b, PRINZ et al. 1985, BOSCH et al. 1983, BOSCH 1986, KANDLER et al. 1987) ergab in der überwiegenden Anzahl der Fälle eine Chlorose frühestens ab 0.4 mg/g TG, in der Regel wiesen stark vergilbte Nadeln Magnesiumgehalte zwischen 0.12-0.3 mg/g TG auf. Grüne Nadeln der entsprechenden Nadeljahrgänge wiesen in der Regel Magnesiumgehalte > ca 0.33 mg/g TG auf.

Im Containerpflanzversuch wiesen die Fichten mit induzierter "akuter Vergilbung" auf den WE-Varianten und den WE+Stickstoff-Varianten (WE+NO₃, WE+NH₄ >0.6 mg/g Tg) aber Magnesiumgehalte deutlich über 0.3 mg/g TG auf, so daß ein ursächlicher Zusammenhang im Falle des Containerversuches zwischen der Induktion der "akuten Vergilbung" und dem Magnesiumgehalt im Containerversuch nicht anzunehmen ist.

Außerdem konnten "akut vergilbte" Fichten aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw) bereits im Versuchsjahr 1986 den Magnesiumgehalt annähernd verdoppeln (0.6-0.8 mg/g TG), ohne daß die Vergilbungssymptome verschwanden. Bei Zumischung von Gartenerde erreichten die ehemals "akut vergilbten" Fichten die höchsten Magnesiumkonzentrationen des Versuchs (WE+GE/Zw 2.2 mg/g TG, Tab. 9).

Der Magnesiumgehalt der Nadeln wird ebenfalls durch Ionenantagonismen mitbeeinflusst. Dies kann insbesondere auf Mangelböden Mineralstoffdefizite noch verstärken. Bei Ammonium oder Nitratdüngung war die Magnesiumaufnahme im Vergleich zur ungedüngten WE-Variante fast durchweg vermindert. Eine zum Stickstoff zusätzliche Kaliumdüngung (WE+NH₄ (o.NO₃) +K) verminderte die Magnesiumaufnahme weiter (Abb. 11).

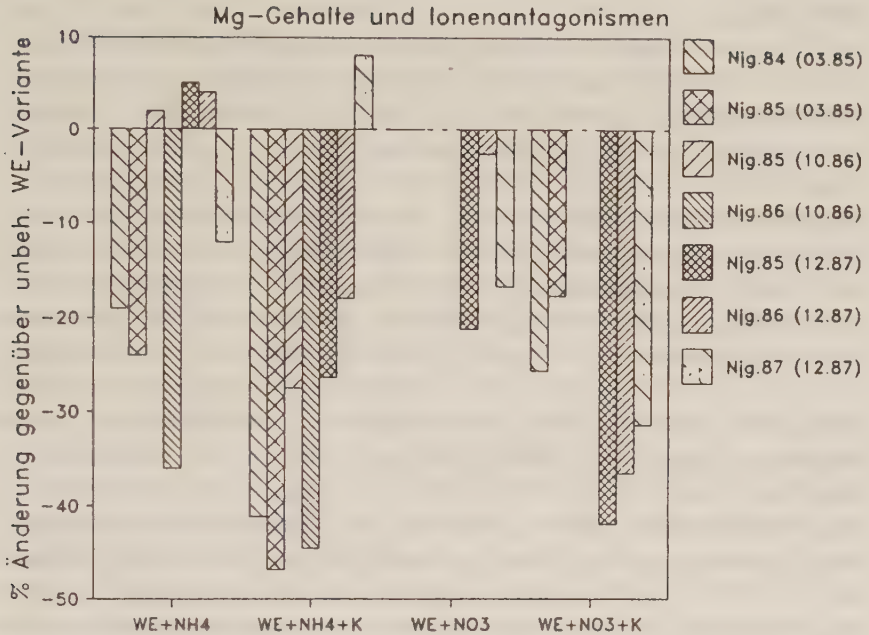


Abb. 11 Prozentuale Änderung der Mg-Gehalte der Nadeln durch Ionenantagonismen im Vergleich zu der unbehandelten WE-Variante. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Auch ein schwacher Magnesiumgradient zwischen dem diesjährigen und dem vorjährigen Nadeljahrgang konnte im Containerversuch festgestellt werden (Tab. 13).

Eine deutliche Calciumunterversorgung (< 3.6 mg/g TG, BAULE und FRICKER 1967) wurde überwiegend nur bei den jüngsten Nadeln in den Versuchsjahren 1985 und 1986 auf den WE-Varianten und nach Stickstoffzudüngung festgestellt (Tab. 9).

1987 lag der Calciumspiegel deutlich höher, überschritt jedoch auf den ungedüngten WE-Varianten und nach Stickstoffdüngung diesen Grenzwert nicht. Nur bei Zumischung von Gartenerde oder Volldüngung wurden ausreichende Calciumgehalte (> 3.6 mg/g TG, Tab. 9) gefunden. Sowohl bei den Mangelvarianten, wie auf den optimal mit Mineralstoffen versorgten Versuchsvarianten

erfolgte aber stets eine Calciumakkumulation in älteren Nadeln (Tab. 13).

Die "akut vergilbten" Fichten aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw) konnten die niedrigen Calciumkonzentrationen in den dies-jährigen und vorjährigen Nadeln (1985 2.1 -2.6 mg/g TG, Tab. 9) im Versuchszeitraum deutlich anheben (1987 3.1 -6.7 mg/g TG, Tab. 9).

Die Phosphatversorgung lag nur in den ersten beiden Versuchsjahren auf den WE-Varianten und den $\text{WE}+\text{NH}_4^-$ ($+\text{NO}_3$) Varianten vermutlich aufgrund noch unzureichender Wurzelmassenbildung und Festlegung des Phosphats im sauren Ausgangssubstrat am Rande des Mangelbereiches (<1.2 mg/g TG, ZÖTTL 1964). Im Versuchsjahr 1987 stabilisierte sich die Phosphatversorgung auf einem mittlerem Niveau. Eine signifikante Phosphatabnahme mit steigendem Nadelalter (HÜTTL, 1985a) konnte nicht festgestellt werden.

Die Mangangehalte wiesen aufgrund der unterschiedlichen pH-Werte der Böden die größte Variabilität auf (Tab. 10). Jedoch nur bei den Versuchsvarianten WE+GE (pH 6.5-6.6) konnte unter der Bedingung von Trockenheit oder Staunässe Konzentrationen unter der von KREUTZER (1970b) genannten Grenzkonzentration von < 20 $\mu\text{g/g}$ TG bestimmt werden, ohne daß jedoch eine für Mangangel typische Nadelvergilbung des jüngsten Jahrganges auftrat. Auf dem ungedüngtem Walderdesubstrat wurden hingegen unabhängig von der Behandlung sehr hohe Mangangehalte bis zu 3000 $\mu\text{g/g}$ TG gefunden. Diese hohen Konzentrationen lagen jedoch noch im Bereich der im Freiland gefunden Konzentrationen (NEBE, 1967).

Die Zinkgehalte waren im Herbst/ bzw. Winter bei allen Versuchsvarianten überwiegend im Bereich der von BAULE und FRICKER (1967) zwischen 30-50 $\mu\text{g/g}$ TG angegebenen ausreichenden bis optimalen Versorgung. Nur während des Austriebes kann die von STONE (1968, zit. in HÜTTL 1985a) mit 13-15 $\mu\text{g/g}$ TG angegebene Grenzkonzentration unterschritten werden. In älteren Nadeln fand eine signifikante Zinkakkumulation statt (Tab. 11, Tab. 13).

Die Eisengehalte der Nadeln variierten zwischen 37 und 182 $\mu\text{g/g}$ TG und überschritten damit deutlich die von ZECH (1970) und ZÖTTL (1973) mit 17 bzw. 30 $\mu\text{g/g}$ TG angegebenen Grenzwerte. Die Eisengehalte älterer Nadeln lagen deutlich höher als im jüngsten Nadeljahrgang (Tab. 11).

Die Schwefelgehalte variierten zwischen 0.5 -1.55 mg/g TG, wobei ein deutlicher Zusammenhang zwischen dem Schwefelgehalt des Bodens und dem Schwefelgehalt der Nadeln bestand (Tab. 12). So führte die Ammoniumsulfatdüngung (WE+NH₄) 1987 zu einer Erhöhung des Schwefelgehaltes in allen Nadeljahrgängen um 66-72 % im Vergleich zur ungedüngten WE-Variante. Die starke Ausprägung der Vergilbung bei den WE+NH₄ und WE+NH₄+Mg-Varianten ist jedoch nicht auf eine Schwefelwirkung zurückzuführen, da die Vergilbung auch bei mit Natriumnitrat gedüngten Fichten (WE+NO₃) in entsprechender Stärke auftrat. Auch der Schwefelgehalt der Nadeln auf der humosen WE+GE-Variante war sehr hoch (1.55 mg/TG), ohne daß diese Fichten eine sichtbare Schädigung aufwiesen.

Nach einer Zusammenstellung von EVERS (1986) ist bei einjährigen Nadeln von einer natürlichen Schwankungsbreite von 0.8 -1.4 mg/g TG auszugehen, oberhalb dieses Bereiches ist eine SO₂-Belastung nicht mehr auszuschließen. Ein guter Hinweis auf eine SO₂-Belastung ist ein Anstieg des Schwefelgehaltes in älteren Nadeljahrgängen.

Da die Schwefelgehalte im Containerversuch im 2. Nadeljahrgang tendenziell abnahmen, ist eine maßgebliche SO₂-Belastung aus der Luft nicht wahrscheinlich und ist auch aufgrund der niedrigen SO₂-Konzentrationen auf dem Versuchsgelände nicht zu erwarten (Tab. 1).

Die Aluminiumgehalte erreichten auf dem Granitverwitterungsboden der WE-Varianten unabhängig von der Behandlung naturgemäß relativ hohe Konzentrationen bis zu 961 µg/g TG. Aluminium wurde besonders in älteren Nadeln akkumuliert (Tab. 13). Bei Zugabe von Gartenerde verringerte sich der Aluminiumgehalt der Nadeln auf etwa $\frac{1}{4}$. Ein Zusammenhang zwischen Vergilbung und Aluminiumgehalt der Nadeln konnte nicht gefunden werden. So zeigten z. B. die vergilbten Fichten der WE+NO₃-Variante (Dezember 1987 350-430 µg/g TG) keinesfalls höhere Konzentrationen als die nicht vergilbten Fichten auf der WE+NO₃+K-Variante (360-550 µg/g TG).

Die ebenfalls stichprobenhaft bestimmten Spurenelemente Kupfer, Bor und Nickel lagen in ausreichenden Konzentrationen bei allen Versuchsvarianten vor (Daten nicht aufgeführt).

Die absoluten Nährelementgehalte beschreiben nur den Versorgungsgrad der Fichten, während die Verhältnisse der Nährelemente zueinander Aufschluß über eine harmonische Mineralstoffernährung geben. Nach INGESTAD (1962, zit. in HÜTTL 1985a) sollten zur optimalen Ernährung alle Nährelemente in bestimmten relativen Mengen zum Stickstoff aufgenommen werden können, d.h. in den Nadeln sollte der Anteil von Kalium > 50%, Phosphor > 10%, Calcium > 5%, Magnesium > 5% des jeweiligen Stickstoffgehaltes sein.

Diese für das Versuchsjahr 1987 exemplarisch berechneten Verhältnisse liegen bei den dies- und vorjährigen Nadeln für Calcium und Phosphat ausnahmslos im Bereiche einer ausreichenden Versorgung. Das Magnesium/Stickstoff-Verhältnis lag nur bei einer Düngung mit Nitrat (WE+NO₃, WE+NO₃+K) bei 2 Proben knapp unterhalb dem von INGESTAD angegebenen Grenzwert (Tab.14).

Das Kalium/Stickstoff-Verhältnis liegt hingegen auf allen WE-Varianten, die nicht mit Gartenerde, Volldünger (WE+NPKMg) oder Kalium gedüngt wurden (WE+NH₄+K, WE+NO₃+K), sehr deutlich unter diesem Grenzwert. Ein ungewöhnlich niedriges K/N-Verhältnis wiesen WE+GE/Zw-Fichten auf. Dies ist jedoch auf vergleichsweise hohe N-Gehalte bei niedrigen aber noch ausreichenden Kaliumgehalten zurückzuführen (Tab. 8).

Zusammenfassung:

- Auf den ungedüngten WE-Varianten konnten experimentell Vergilbungssymptome bei verschiedenen Fichtenherkünften induziert werden, die dem Schadensbild der "akuten Vergilbung" entsprachen und auf einen Kaliummangel (Grenzbereich ca 2-2.8 mg/g TG) zurückgeführt werden konnten. Diese Vergilbung hatte nur Zuwachseinbußen zur Folge, wenn keine zusätzliche Stickstoffdüngung erfolgte.

- Die Vergilbungssymptome können durch zusätzliche N-Zufuhr, Ionenantagonismen, Trockenheit und Staunässe gefördert werden.

- Bei Verbesserung der Mineralstoffversorgung bereits "akut vergilbter" Fichten aus dem Bayerischen Wald konnte durch Zumischung von Gartenerde (1:1 Vol. %) eine Wiederergrünung erzielt werden.

	Kalium Sollwert* > 50			Magnesium Sollwert* > 5			Calcium Sollwert* > 5			Phosphat Sollwert* > 10											
	Oktober 1986	Dezember 1987	Njg. 85 Njg. 86 Njg. 85 Njg. 86 Njg. 87	Oktober 1986	Dezember 1987	Njg. 85 Njg. 86 Njg. 85 Njg. 86 Njg. 87	Oktober 1986	Dezember 1987	Njg. 85 Njg. 86 Njg. 85 Njg. 86 Njg. 87	Oktober 1986	Dezember 1987	Njg. 85 Njg. 86 Njg. 85 Njg. 86 Njg. 87									
WE/STER	44.3	76.5	18.7	20.6	19.1	23.5	23.2	11.9	15.5	11.4	11.4	105.9	60.5	75.7	72.2	36.4	19.1	30.6	21.5	30.3	24.4
GE/STER	103.2	141.5	44.2	63.8	105.3	12.1	13.1	10.4	7.7	10.1	10.1	92.7	58.2	101.6	65.8	40.8	20.6	27.2	11.9	13.1	16.6
WE+TR			40.9	43.6	38.8	7.3	8.3	11.7	10.8	8.6	5.4	81.3	46.9	130.1	101.1	44.8	20.3	22.5	25.8	19.9	20.3
WE+GE+TR	107.7	135.5	83.6	83.5	101.9	14.5	14.8	11.8	7.8	10.7	11.9	100.5	71.1	109.9	96.4	41.6	16.9	19.9	34.0	35.8	27.5
WE+ST	42.0	50.7	28.7	26.6	26.5	12.1	12.1	11.1	10.2	11.4	11.9	58.9	130.4	107.5	58.1	28.5	28.5	18.1	21.7	28.2	
WE+GE+ST	208.4	59.0	78.8	111.5		22.9	19.8	11.7	8.9	8.4	11.9	69.5	55.3	109.8	88.4	31.5	20.9	35.8	24.1	24.6	20.5
WE	60.0	74.2	25.8	25.9	23.7	9.0	7.6	11.3	7.5	11.1	11.1	78.8	28.8	151.0	115.8	74.0	18.7	22.0	26.1	20.3	23.6
WE+CaMgK	71.1	183.4	41.0	66.7	16.7	26.5	22.7	7.2	7.9	12.9	12.9	91.0	80.2	108.2	104.0	49.4	21.8	36.1	25.5	36.2	16.1
WE+NH4	24.0	26.7	17.3	17.7	13.5	16.2	7.7	8.6	6.6	5.0	7.2	73.5	26.6	47.3	53.0	22.4	14.6	13.7	18.8	18.3	15.3
WE+NH4+K	52.7	63.5	55.7	47.5	56.5	10.4	7.3	7.1	5.2	7.2	7.2	58.0	30.1	71.2	44.3	35.5	13.0	16.7	17.6	17.7	17.4
WE+NO3			16.0	15.5	13.7			6.7	5.7	4.8	4.8			65.1	63.5	27.2			16.7	18.2	13.3
WE+NO3+K			47.7	61.4	55.2			5.8	4.6	5.0				92.9	66.5	28.4			14.3	16.1	15.4
WE+NH4+Hq			10.2	10.1	10.3			20.5	17.3	12.3				89.6	65.8	30.2			19.9	25.8	23.8
WE+HPO4K	91.7	83.4	55.6	65.3	56.5	7.4	8.2	7.5	5.0	6.3	6.3	78.3	22.7	81.6	52.4	35.0	13.7	11.2	19.0	20.8	18.7
WE	45.2	62.3	22.7	16.8	13.1	10.5	15.6	5.9	7.8	5.4	5.4	88.2	79.6	74.9	88.8	25.2	16.5	22.0	17.7	20.8	19.4
WE+GE/R	100.7	197.3	33.6	52.4	70.3	12.0	16.6	6.1	8.0	11.4	11.4	116.2	65.2	124.9	117.6	57.8	18.1	22.8	11.0	14.8	19.4
WE+TR/R	28.7		20.5	20.3	16.5	7.8	7.4	7.4	7.4	5.0	5.0	54.9	46.2	40.5	56.3	31.9	11.2	20.8	20.8	20.3	18.3
WE+GE+TR/R	78.1	114.3	24.0	44.4	61.4	7.6	12.3	6.2	8.9	10.2	10.2	69.6	46.2	.0	147.9	81.0	16.6	20.8	11.2	15.3	17.7
WE/Zw	64.5	63.1	28.1	35.0	34.4	10.2	13.5	11.1	13.2	9.9	9.9	73.1	80.5	94.7	93.9	36.7	21.6	23.6	26.7	27.7	22.3
WE+GE/Zw	135.0	267.3	34.7	51.0	37.6	12.8	17.6	13.8	18.8	14.9	14.9	127.4	99.8	110.2	109.4	65.0	23.2	32.4	24.4	28.1	18.2
WE/E			28.1	28.8	23.7			7.3	8.1	6.5	6.5			56.9	56.6	26.3			25.3	25.2	21.4
WE+GE/E			69.4	104.1	118.0			9.6	14.8	15.2	15.2			98.3	103.9	66.0			34.9	43.6	34.8
WE+ST/E			21.3	23.1	18.8			7.0	8.0	7.5	7.5			82.6	89.2	37.2			30.3	34.8	22.4

Tab. 14 Verhältnisse verschiedener Mineralstoffe zum Stickstoffgehalt der Nadeln. Angaben in %-Mineralstoffanteil. Daten vom Oktober 1986 und Dezember 1987, Sollwerte nach INGESTAD (1962). Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe S.8.

3.3. Einfluß der Wuchsbedingungen auf physiologische Kenngrößen

3.3.1. Pigmentgehalte

3.3.1.1. Chlorophyllgehalte

Die visuellen Eindrücke von der Vitalität der Fichten konnten durch die gemessenen Chlorophyllkonzentrationen objektiviert werden (Abb. 12, Tab. 15-16).

Die Pflanzung in nährstoffarme Walderde führte bereits im ersten Versuchsjahr (1985), einhergehend mit einer Vergilbung, zu sehr niedrigen Chlorophyllkonzentrationen im diesjährigen Nadeljahrgang, wobei sich zwischen den verschiedenen Fichtenherkünften geringfügige Unterschiede aufgrund der unterschiedlichen Ausgangsversorgung mit Mineralstoffen durch die Baumschule ergaben (WE= 0.29 mg/g TG, WE/R= 0.48 mg/g TG, WE/E= 0.46 mg/g TG). Im Versuchsjahr 1986 glichen sich die Unterschiede aufgrund des nun einheitlich auftretenden Stickstoffmangels weitgehend aus (Tab. 15). Auffallend hohe Chlorophyllgehalte ergaben sich in beiden Nadeljahrgängen bei der WE-Variante im September 1987 (diesj. Nadeln 1.16 ± 0.23 mg/g TG, vorjährige Nadeln 0.90 ± 0.15 mg/g TG, $n=3$), die vermutlich auf eine nicht repräsentative Pflanzenauswahl beruhen.

Die Zumischung von Gartenerde steigerte den Chlorophyllgehalt in allen Nadeljahrgängen drastisch (z.B. diesjährige Nadeln WE+GE 1985= 1.33 mg/g TG, 1986=1.17 mg/g TG, 1987= 1.38 mg/g TG).

Die Bedeutung der Mineralstoffversorgung für die Chlorophyllgehalte wird im Vergleich der unterschiedlich gedüngten Versuchsvarianten des Baumschulmaterials Hochland/Frömmel besonders deutlich (Abb. 12). Eine Einzelgabe an den Kationen Ca, Mg, oder K verhinderte 1985 und 1986 keineswegs eine Vergilbung der Nadeln, selbst die kombinierte Düngung mit Ca+Mg+K beeinflusste die Chlorophyllkonzentrationen im Vergleich zur WE-Variante nicht (1986 diesj. Njg. WE+CaMgK= 0.37 mg/g FG). Diese Vergilbung erfasste im Unterschied zur "akuten Vergilbung" neben dem jüngsten Nadeljahrgang auch ältere Nadeljahrgänge und ist auf den bereits erwähnten Stickstoffmangel zurückzuführen (vgl. Kap.3.2.), wie die allgemein enge Korrelation der Chlorophyllgehalte mit dem Stickstoffgehalt

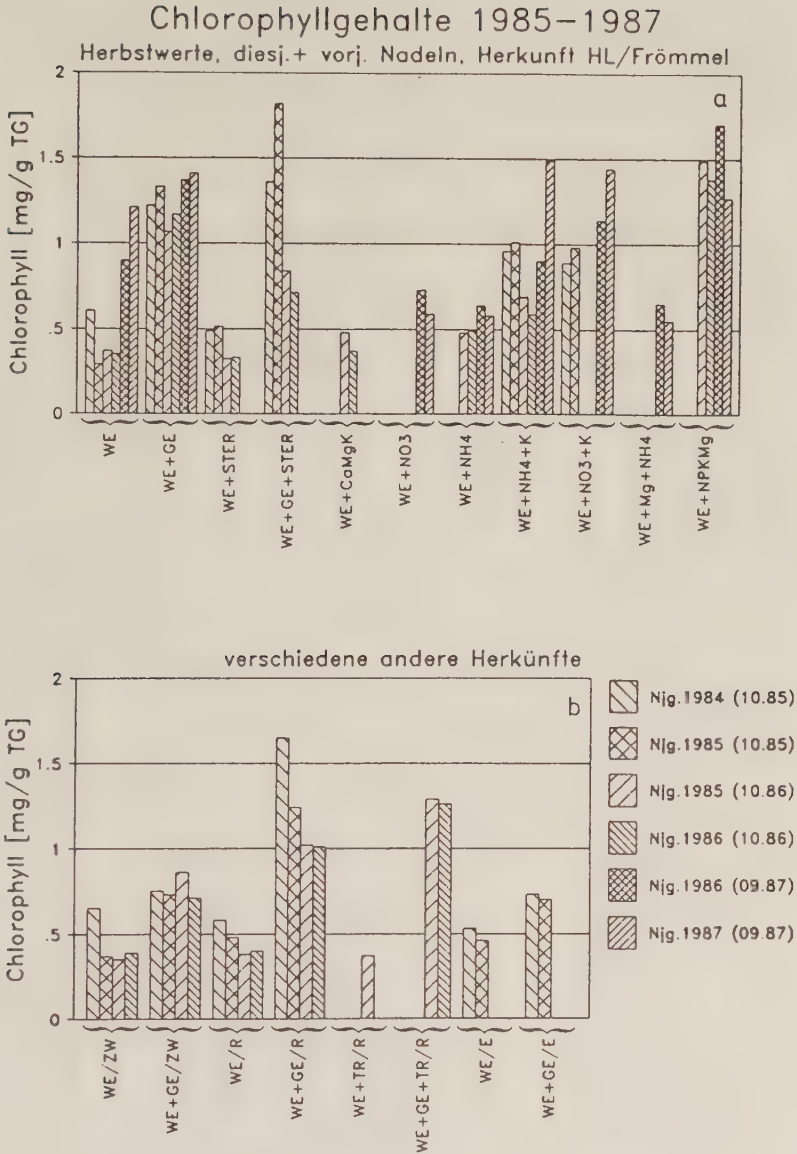


Abb. 12 a,b Chlorophyllgehalte verschiedener Nadeljahrgänge im Herbst der Versuchsjahre 1985–1987 (Monatsangaben in Klammern) der Fichtenherkunft Hochland/Frömmel, Zwiesel, Renz und Escherode. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Zeit	Oktober 1985			Oktober 1985			Juli 1986			Juli 1986			Oktober 1986			Oktober 1986					
	Versuchs- variante	I	Chl.	I	Xant.- β -Caro	Njg.1985	I	Chl.	I	Xant.- β -Caro	Njg.1986	I	Chl.	I	Xant.- β -Caro	Njg.1986	I	Chl.	I	Xant.- β -Caro	Njg.1985
WE		.29	.167	.021	.61	.262	.030	.99	.356	.086	.61	.158	.050	.35	.124	.022	.37	.125	.020		
WE+GE		1.33	.373	.072	1.22	.292	.054							1.17	.258	.085	1.07	.217	.069		
WE+STER		.51	.197	.034	.49	.216	.031							.33	.138	.022	.32	.141	.029		
WE+GE+STER		1.82	.465	.100	1.36	.378	.071							.72	.153	.053	.84	.179	.062		
WE+CaHgK														.37	.112	.033	.48	.135	.035		
WE+HO3																					
WE+NB4								.96	.298	.065	.47	.128	.029	.49	.113	.041	.48	.140	.036		
WE+NB4+K		1.01	.307	.063	.96	.298	.064	1.01	.248	.061	1.42	.233	.083	.59	.128	.037	.69	.147	.050		
WE+HO3+K		.98	.284	.052	.89	.244	.040	1.23	.250	.081	.68	.129	.061								
WE+NB4+Hg								.82	.230	.059	.51	.147	.030								
WE+PFKdg																					
WE/Zn		.37	.154	.037	.65	.244	.054							.39	.097	.032	.35	.095	.028		
WE+GE/Zn		.73	.255	.061	.75	.225	.038							.71	.150	.050	.86	.177	.053		
WE/R		.48	.170	.026	.58	.196	.035							.40	.152	.051	.38	.166	.047		
WE+GE/R		1.24	.101	.055	1.65	.406	.048							1.01	.329	.064	1.02	.293	.071		
WE+TR/R																	.37	.192	.067		
WE+GE+TR/R														1.26	.270	.084	1.29	.298	.081		
WE/E		.46	.190	.031	.53	.221	.025														
WE+GE/E		.70	.224	.044	.73	.275	.026														

Tab. 15 Pigmentgehalte verschiedener Nadeljahrgänge der Versuchsjahre 1985-1986.

I Chl. = Summe Chlorophylle und Phäophytine [mg/g TG],

I Xant. = Summe Xanthophylle mit Neo-, Anthera-, Violaxanthin und Lutein [mg/g TG],

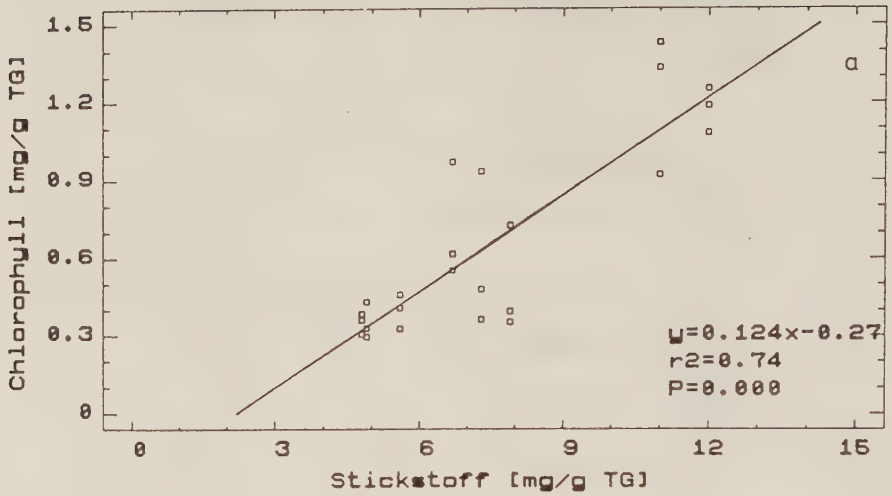
 β -Caro = β -Carotin [mg/g TG]. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe S.8.

Zeit	Juli 1987			Juli 1987			August 1987			August 1987			September 1987			September 1987		
Versuchs- variante	Njg.1987			Njg.1985			Njg.1987			Njg.1986			Njg.1987			Njg.1986		
	I Chl.	I Xant.β-Caro	I Chl.	I Xant.β-Caro	I Chl.	I Xant.β-Caro	I Chl.	I Xant.β-Caro	I Chl.	I Xant.β-Caro	I Chl.	I Xant.β-Caro	I Chl.	I Xant.β-Caro	I Chl.	I Xant.β-Caro	I Chl.	I Xant.β-Caro
VE	.68	.150	.048	.40	.158	.029	.35	.109	.025	.65	.128	.035	1.167	.230	.078	.90	.156	.071
VE+GE	0.557	.170	?	.85	.184	.061	.88	.141	.051	.94	.148	.059	1.55	.240	.083	1.37	.232	.072
VE+CarGK	.73	.143	.073	.89	.290	.064	.58	.148	.019	.58	.136	.047	.59	.120	.040	.73	.117	.053
VE+NO3	.74	.141	.047	.20	.071	.022	.54	.118	.046	.55	.139	.037	.39	.099	.023	.64	.118	.044
VE+NH4	1.07	.222	.077	.19	.067	.010	.29	.083	.014	.85	.137	.048	.71	.148	.036	.90	.170	.055
VE+NH4+K	.88	.178	.052	1.00	.181	.057	.56	.175	.052	.58	.136	.047	.86	.140	.048	1.14	.210	.077
VE+NO3+K	.86	.167	.035	.97	.161	.049	.62	.139	.048	.85	.137	.048	.86	.140	.048	1.14	.210	.077
VE+NH4+K+Ag	1.03	.166	.052	.26	.064	.024	.31	.090	.031	.58	.105	.032	.33	.079	.030	.65	.121	.072
VE+NH4+K+Ag	1.27	.176	.092	1.17	.177	.101	1.27	.193	.090	1.45	.208	.103	1.32	.230	.084	1.70	.277	.115
VE/TW	.51	.146	.057	.68	.129	.051	.44	.119	.044									
VE+GE/TW	1.55	.219	.121	.91	.229	.121	.87	.103	.047									

Tab. 16

Pigmentgehalte verschiedener Nadeljahrgänge des Versuchsjahres 1987.
 Σ Chl.= Summe Chlorophylle und Phäophytine [mg/g TG],
 Σ Xant.= Summe Xanthophylle mit Neo-, Anthera-, Violaxanthin und Lutein [mg/g TG],
 β-Caro = β-Carotin [mg/g TG]. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe S.8.

Chlorophyll/Stickstoff
diesj. Nadeln, September 1986



Chlorophyll/Stickstoff
vorj. Nadeln, September 1986

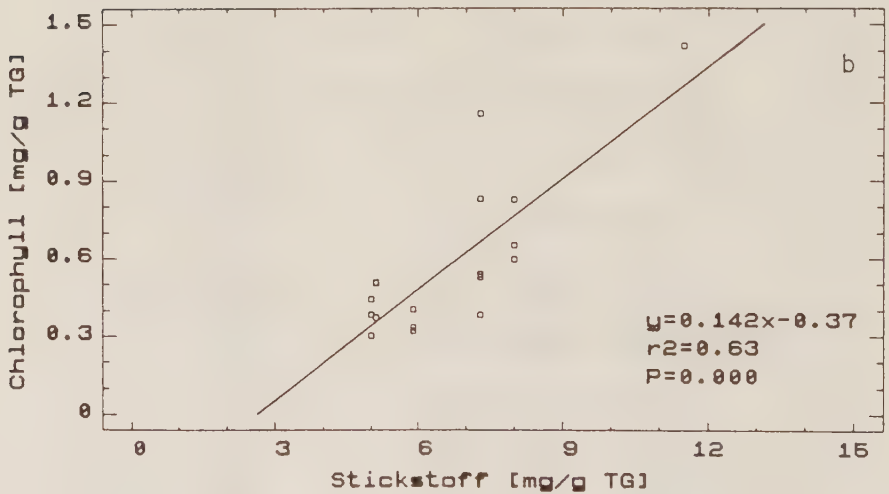


Abb. 13 a,b Beziehung des Chlorophyllgehalts zum Stickstoffgehalt der Nadeln in dies- und vorjährigen Nadeln im Versuchsjahr 1986.

für das Versuchsjahr 1986 zeigt (Abb. 13). Eine Stickstoffnachdüngung 1987 konnte deswegen die Chlorophyllgehalte der Versuchsuchsvariante WE, sowie der mit einzelnen Kationen (Kalium) bzw. deren Kombination gedüngten Varianten kräftig steigern (August 1987: WE=0.65 mg/g TG, Tab. 16).

Im Gegensatz zu dem auf Stickstoffmangel basierenden Vergilbung macht die induzierte "akute Vergilbung" die physiologische Wechselwirkungen zwischen den Mineralstoffen deutlich:

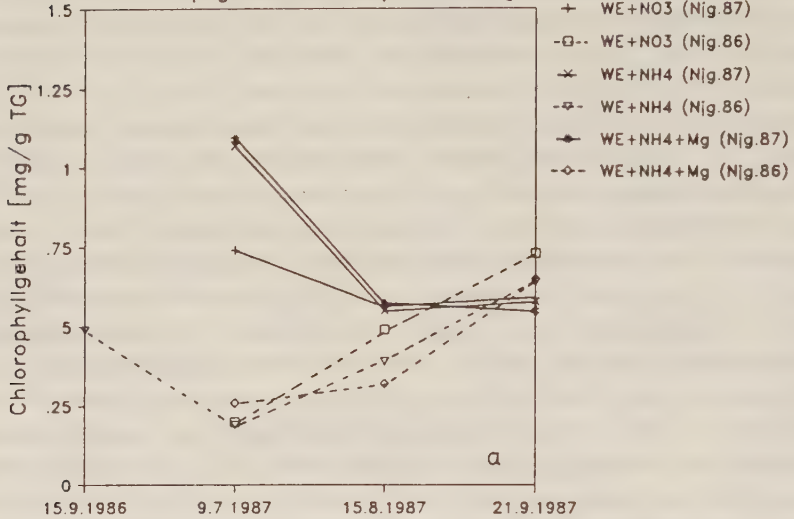
Eine Stickstoffgabe ohne weitere Mineraldüngung führte 1987 aufgrund des genannten unzureichenden Kaliumangebotes (vgl. Kap. 3.2.) während der Austriebs- und Hauptwachstumsphase zu einer Vergilbung des nun einjährigen Nadeljahrganges, gekennzeichnet durch eine im Vergleich zum Vorjahreswert (z.B. WE+NH₄=0.49 mg/g TG) 61 %-ige Chlorophyllabnahme (WE+NH₄=0.19 mg/g TG), bei hohen Chlorophyllgehalten im neugebildeten diesjährigen Nadeljahrgang (Abb. 14, Tab. 16). Die Vergilbung konnte im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode durch eine Chlorophyllzunahme abgeschwächt werden, während die Chlorophyllgehalte des diesjährigen Nadeljahrganges im Herbst aufgrund eines sich im Versuchsverlauf verschärfenden Kaliummangels abnahmen. Bei zusätzlicher Kaliumdüngung lagen sowohl bei den WE+NH₄+K- als auch den WE+NO₃+K-Varianten die Pigmentkonzentrationen höher und es traten keine Vergilbungserscheinungen auf (Abb. 14). Die Induktion der "akuten Vergilbung" ist jedoch nicht auf einen Überdüngungseffekt mit Stickstoff zurückzuführen, da auch bei den ungedüngten WE-Varianten eine akute Vergilbung auftrat, die jedoch weniger stark ausgeprägt war.

Eine optimale Nährstoffversorgung durch Volldüngung (WE+NPKMg) führte zu gleichbleibend hohen Chlorophyllgehalten, die auch während der Austriebs- und Hauptwachstumsperiode nur geringfügig schwankten (Abb.14, Tab. 15).

Bereits an "akuter Vergilbung" erkrankte Fichten aus dem Bayerischen Wald zeigten nach Zumischung von Gartenerde annähernd eine Verdoppelung der Chlorophyllkonzentrationen (WE+GE/-ZW diesj. Njg.= 0.71 mg/g TG, vorj. Njg. = 0.86 mg/g TG) gegenüber den weiterhin "akut vergilbten" Fichten (WE/ZW 1986 diesj. Njg.= 0.39, vorj. Njg.=0.35 mg/g TG).

Chlorophyllgehalte n. N+...-Düngung

diesj. grüne und vorj. akut vergilbte Nadeln



Chlorophyllgehalte n. N+K+...Düngung

diesj. und vorj. grüne Nadeln

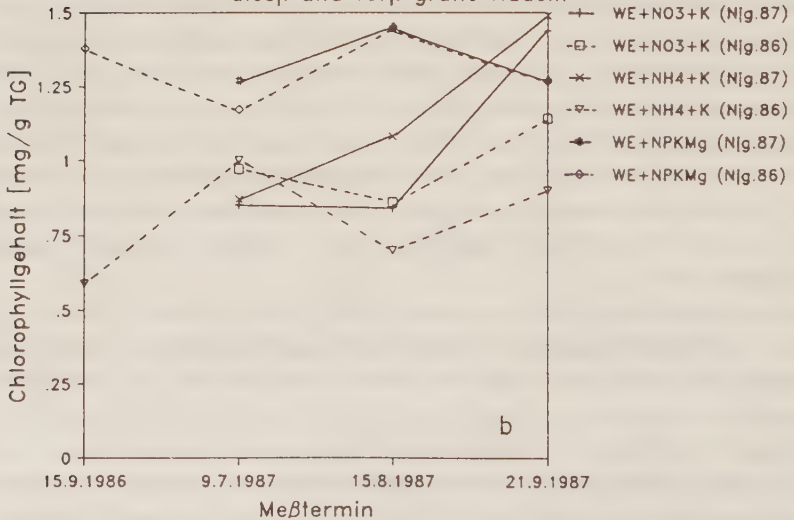


Abb. 14 a,b Dynamik der Chlorophyllgehalte dies- und vorj. grüner Nadeln bei Kaliummangel+induz. "akuter Vergilbung" bzw. ausreichender Kaliumversorgung ohne Vergilbungssymptome im Versuchsjahr 1987. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Der Bodenwasserhaushalt zeigte nur vereinzelt negative Einflüsse auf den Chlorophyllgehalt .

Bei Trockenheit wurde der Chlorophyllgehalt optimal ernährter Fichten der Hochland/Frömmel-Herkunft (1986: WE+GE) in beiden Nadeljahrgängen um 28-35 % vermindert, bei den mangelernährten Versuchsvarianten erfolgte in dem vorjährigen Nadeljahrgang eine noch drastischere Chlorophyllabnahme um -58% (WE+TR, Abb. 15, Abb. 16). Dies stimmt mit der Beobachtung überein, daß die Vergilbungssymptome bei einigen Fichten, die für die Chlorophyllbestimmung ausgewählt wurden, auf dieser Variante wesentlich stärker ausgeprägt war als auf der ungedüngten Walderdevariante mit normaler Wasserversorgung. Fichten der Herkunft Renz (WE+TR/R, WE+GE+TR/R) zeigten hingegen keinen negativen Effekt der Trockenheit. Staunässe zeigte nur bei den Fichtenherkünften Tiefland/Renz und Hochland/Escherode einen einheitlichen Effekt auf den Chlorophyllgehalt (Abb. 15, Abb. 16). Vor allem bei der Hochland/Escherode-Herkunft bleichten im ersten Versuchsjahr (1985) zunächst alle Nadeljahrgänge aus, ältere Nadeljahrgänge wurden im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode abgeworfen und der vorjährige Nadeljahrgang zeigte schließlich im September um 58% niedrigere Chlorophyllkonzentrationen als bei der ungedüngten Vergleichsvariante (WE/E).

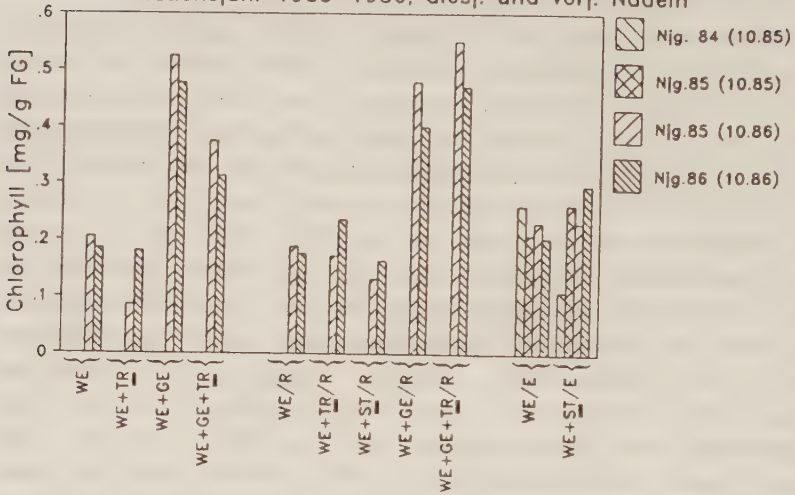
3.3.1.2. Mengenverhältnisse einzelner Pigmentkomponenten zueinander

Die Pigmentzusammensetzung variiert in Anpassung an exogene (z.B. Strahlungsverhältnisse, ANDERSON 1986) und endogene Einflüsse (Entwicklung), so daß Veränderungen der Pigmentverhältnisse ein sensibler Indikator für regulative, aber auch destruktive Veränderungen der Pigmentausrüstung sein können.

Untersucht wurden die in allen höheren Pflanzen vorkommenden Hauptcarotinoide β -Carotin, Lutein+Zeaxanthin, Violaxanthin und Neoxantin (Goodwin 1976, 1980), die auch bei Fichte den Hauptanteil ausmachen (Pfeifhofer und Grill, 1984). Das ebenfalls in Fichtennadeln auftretende α -Carotin konnte mit dem angewendeten Trennverfahren nicht vom β -Carotin getrennt werden. GRILL und PFEIFHOFER (1985) bestimmten für α -Carotin

Bodenklima und Chlorophyllgehalt

Versuchsjahr 1985–1986, diesj. und vorj. Nadeln



Chlorophylländerung d. bodenklim. Faktoren

Versuchsjahr 1985–1986, diesj. und vorj. Nadeln

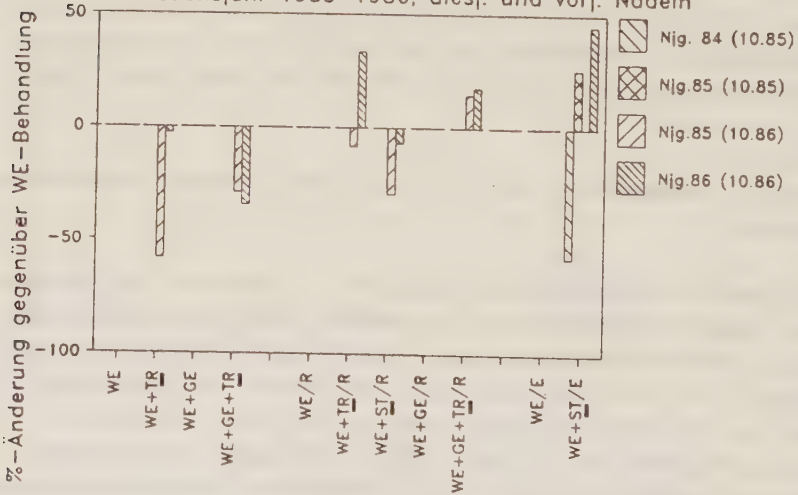


Abb. 15 Einfluß bodenklimatischer Faktoren (Trockenheit, Staunässe) auf den Chlorophyllgehalt verschiedener Nadeljahrgänge und Fichtenherkünfte in den Versuchsjahren 1985–1986.
Abb. 16 Prozentuale Chlorophylländerungen in dies- und vorjährigen Nadeln durch bodenklimatische Faktoren (Trockenheit, Staunässe). Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

(10%) und β -Carotin (13%) ähnlich hohe Anteile an den Gesamtcarotinoiden.

Die Xanthophyll- und β -Carotinkonzentrationen nahmen bei einer besseren Nährstoffversorgung absolut zu (Tab. 17, Tab. 18). Den Hauptanteil der Xanthophylle stellte mit ca $70.6 \pm 9 \%$ (September 1987) das Lutein+Zeaxanthin dar. Die oxidiierteren β -Carotinderivate Violaxanthin, Neoxanthin und Antheraxanthin hatten mit $4.4 \pm 1.3 \%$ nur einen geringen Anteil an den Gesamtpigmenten.

Die Veränderung der Verhältnisse der Pigmentkomponenten zueinander bei verbesserter Nährstoffversorgung zeigt Verschiebungen im Pigmenthaushalt an (Tab. 17, Tab. 18).

Für das Versuchsjahr 1985 wurde beispielsweise ein mittleres Chlorophyll/Xanthophyll-Verhältnis aller diesjährigen Versuchspflanzen von 2.92 ± 0.62 mit einer Spannweite von 1.73 bis 3.91 ermittelt. Die Abb. 17 zeigt jedoch, daß dieses Verhältnis in enger Beziehung zum Chlorophyllgehalt steht und einer Sättigungskurve folgt, so daß chlorophyllarme Fichten proportional mehr Xanthophylle als die gut mit Nährstoffen versorgten chlorophyllreicheren Fichten besitzen.

Prinzipiell dieselbe Beziehung konnte auch im Versuchsjahr 1986 beobachtet werden. Das Xanthophyll/Carotin-Verhältnis war bei chlorophyllarmen Fichten tendenziell größer, ein statistisch gesicherter Zusammenhang konnte jedoch nicht festgestellt werden (Tab. 17, Tab. 18).

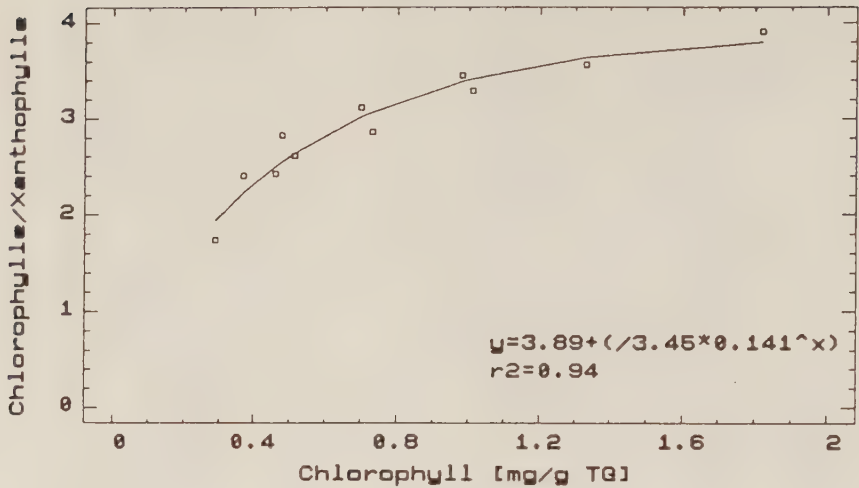
Für das Chlorophyll/ β -Carotin-Verhältnis ergaben sich in den Versuchsjahren 1985 - 1987 ohne die Berücksichtigung einzelner Extremwerte ($>>20$), die sich aufgrund der Instabilität des β -Carotins bei der Probenaufarbeitung ergeben konnten, Mittelwerte zwischen 13-16 (1985= 15.64 ± 2.87 , 1986= 13.76 ± 2.41 , 1987= 14.46 ± 1.88). Die Abb. 18 zeigt aber, daß auch dieses Verhältnis einen tendenziellen Anstieg mit steigendem Chlorophyllgehalt der Nadeln aufweist, wobei vergilbte (unabhängig von der Vergilbungsursache) und grüne Nadeln 2 getrennte Gruppen bilden. Entsprechend lagen die Mittelwerte in den Versuchsjahren 1985-1987 bei diesjährigen ($x = 13.64 \pm 2.8$, $n=14$) und vorjährigen vergilbten Nadeln (13.68 ± 4.37 , $n=15$) niedri-

[illegible]

Tab. 17. Verhältnisse verschiedener pigmentkomponenten zueinander in den Versuchsjahren 1985-1986. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe S.8.

Chla/Chlb	Verhältnis Chlorophyll a/ Chlorophyll b
Σ Chl/β-Caro	= Verhältnis Chlorophylle+Phäophytine/ β-Carotin,
Σ Chl/Σ Xant.	= Verhältnis Chlorophylle+Phäophytine/ Xanthophyllen,
Σ Xant./β-Caro	= Verhältnis Xanthophylle/ β-Carotin.

Chlorophyll/Xanthophyll-Verhältnis
diesj. Nadeln, Oktober 1985



Chlorophyll/ -Carotin Verhältnis
diesj. Nadeln, Herbstwerte 1985-1987

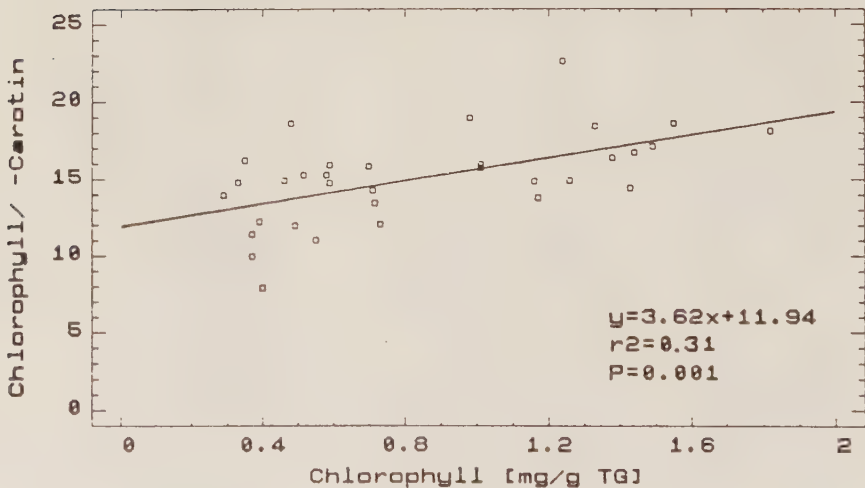


Abb. 17 Beziehung des Chlorophyll/Xanthophyll-Quotienten diesjähriger Nadeln zum Chlorophyllgehalt der Nadeln im Versuchsjahr 1985.

Abb. 18 Beziehung des Chlorophyll/Carotin-Quotienten diesjähriger Nadeln zum Chlorophyllgehalt in den Versuchsjahren 1985-1987.

ger als die entsprechenden nicht vergilbten Nadeljahrgänge (diesj. Njg. = 16.06 ± 2.6 , vorj. Njg. = 16.92 ± 3.17 , $n=18$).

Das Verhältnis Chlorophyll a/Chlorophyll b zeigte in den 3 Versuchsjahren generell keine signifikanten Unterschiede zwischen diesjährigen und vorjährigen Nadeljahrgängen, sowie zwischen vergilbten und chlorophyllreicheren Fichten wie für die Jahre 1986-1987 beispielhaft gezeigt wird (Abb.19). Das Verhältnis dieser unter annähernd gleichen Strahlungsbedingungen kultivierten Fichten sank jedoch im Versuchsverlauf zunächst signifikant von 3.24 ± 0.43 (1985) auf 2.79 ± 0.34 (1986) ab und blieb im Versuchsjahr 1987 etwa konstant (2.64 ± 0.29).

Zusammenfassung

- Auf der Walderde aus dem Bayerischen Wald verursachte die unzureichende Kaliumversorgung bei allen Fichtenherkünften eine drastische Abnahme des Chlorophyllgehalts und eine "akute Vergilbung" der älteren Nadeljahrgänge. Bei extremen Kaliummangel konnte auch der jüngste Nadeljahrgang vergilben. Diese Vergilbungsform stand im Gegensatz zu der ebenfalls experimentell induzierten N-Chlorose, bei der alle Nadeljahrgänge ab einem N-Gehalt von ca 0.5 ‰ vergilben.

- Sowohl bei induzierter "akuter Vergilbung" als auch bei der N-Chlorose ist bei gleichbleibenden Chl a/b -Verhältnissen die Chlorophyllabnahme mit einer relativen Zunahme der Xanthophylle und des Carotins verbunden.

- Bodenklimatische Faktoren, insbesondere Staunässe, konnten vereinzelt die Chlorophyllabnahme noch verstärken.

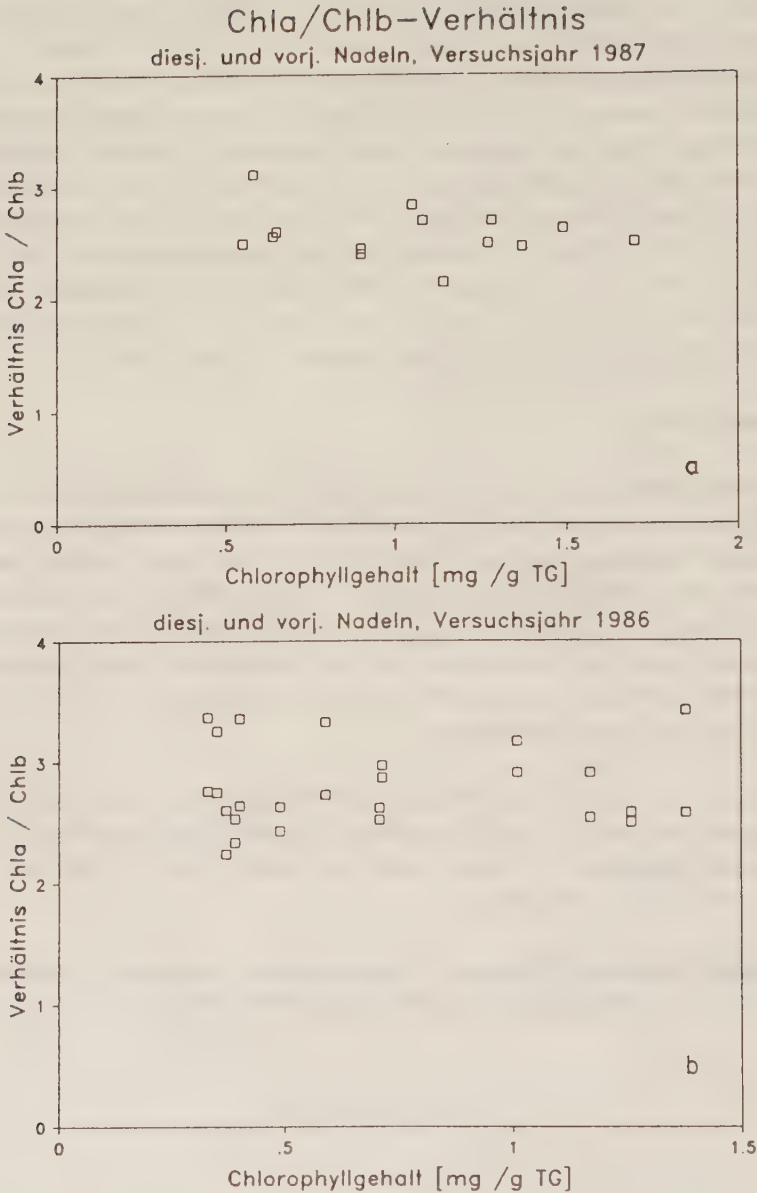


Abb. 19 a,b Beziehung des Chlorophyll a/b -Quotienten dies- und vorjähriger Nadeln zum Chlorophyllgehalt in den Versuchsjahren 1987 und 1986.

3.3.2. Photosynthese

Bisher erfolgten nur vereinzelt Untersuchungen der Photosynthese vergilbter bzw. mit Mineralstoffen unterversorgter Fichten, so daß allgemeingültigere Beziehungen zwischen Mineralstoffversorgung und Photosynthese von Fichte im Mittelpunkt der Untersuchungen des Containerversuches standen.

3.3.2.1. Photosynthesekapazität verschiedener Nadeljahrgänge

Der positive Einfluß einer optimalen Nährstoffversorgung auf den Chlorophyllgehalt hatte erwartungsgemäß auch entsprechende Auswirkungen auf die Photosynthesekapazität.

Die optimal mit Nährstoffen versorgten Versuchsvarianten WE+GE und WE+NPKMg zeigten 1986 im diesjährigen Nadeljahrgang (126.5 ± 13.5 nmol CO₂/g TG*s bzw. 122.38 ± 10.58 nmol CO₂/g TG*s) und vorjährigen Nadeljahrgang (WE+GE= 122.34 ± 17.46 nmol CO₂/g TG*s) die höchsten Photosynthesekapazitäten (Tab. 19, Abb. 20). Sie liegen im oberen Bereich der in Freilandbeständen an ungeschädigten Nadeln gemessenen Photosynthesekapazitäten (LANGE et al. 1986a).

Im Versuchsjahr 1987² lag das Niveau der Photosynthesekapazitäten der optimal mit Nährstoffen versorgten Versuchsvarianten (WE+GE, WE+NPKMg, WE+NH₄+K) deutlich niedriger als im Vorjahr, doch waren die Photosynthesekapazitäten nach wie vor höher als auf den nährstoffarmen Varianten, auf denen Vergilbungserscheinungen sichtbar waren (Abb. 21, Tab. 19).

Bei N-Chlorose lag hingegen die Photosynthesekapazität in beiden Nadeljahrgängen um etwa 50% niedriger im Vergleich zu den optimal mit Nährstoffen versorgten Versuchsvarianten (diesj. Njg. WE= 55.02 ± 9.39 nmol CO₂/g TG*s, WE+CaMgK= 61.2 ± 26.4 nmol CO₂/g TG*s, vgl. Tab. 19).

Die "akute Vergilbung" des ausgegrabenen Naturverjüngungsmaterials aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw) spiegelt sich im Containerversuch in Übereinstimmung mit Befunden aus dem Fichtelge-

² An dem Meßtag im September 1987 herrschten Temperaturen > 30°C, sodaß eine Reduktion der PK durch hohe Bodentemperaturen und Wassermangel mittags nicht auszuschließen war. Deswegen wurden Werte vom 13.10.1987 mitverwendet.

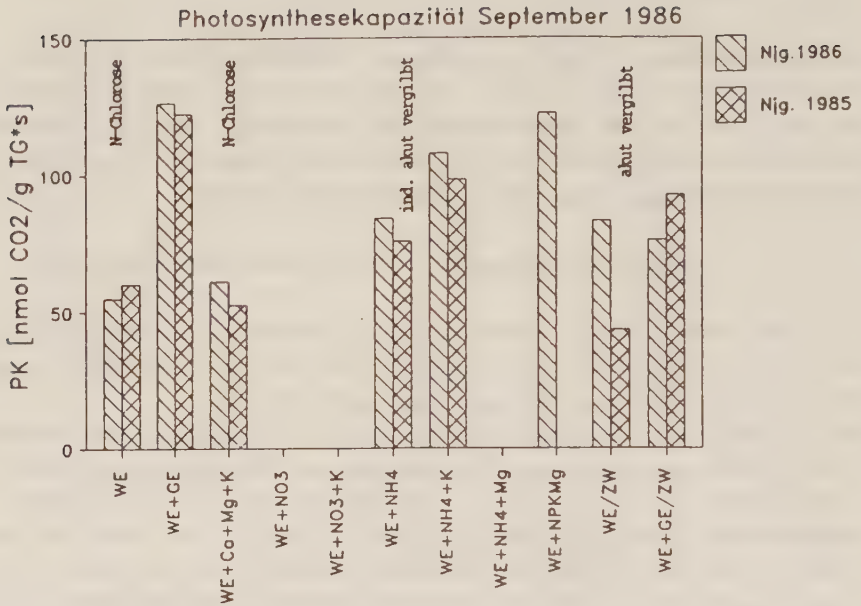
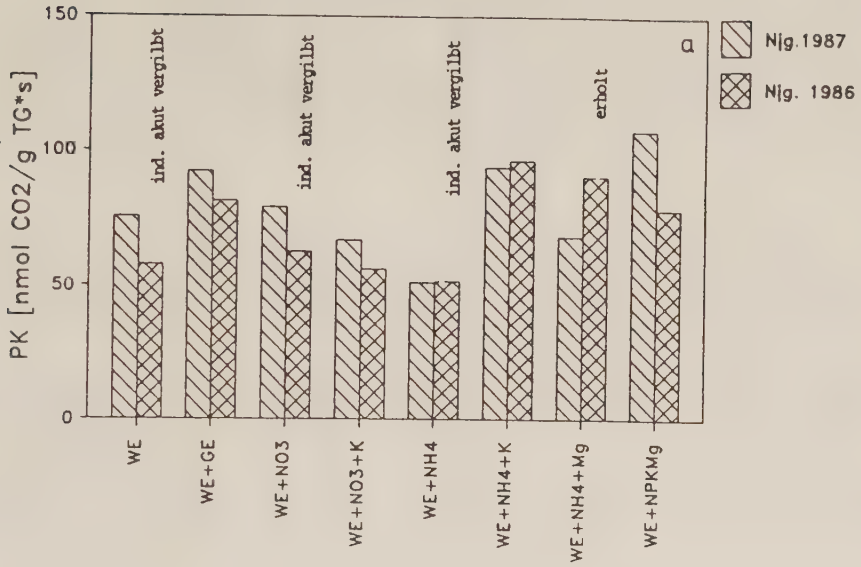


Abb. 20 Photosynthesekapazität dies- und vorjähriger Nadeln Ende September 1986. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

birge (LANGE et al. 1986a, LANGE et al. 1989) in einer drastisch um 48 % verminderten Photosynthesekapazität im vergilbten vorjährigen Nadeljahrgang ($WE/ZW = 43.32 \pm 3.16$ nmol CO₂/g TG*s) im Vergleich zum diesjährigem Nadeljahrgang wieder. Der diesjährige Nadeljahrgang zeigt mit 83.02 ± 12.33 nmol CO₂/g TG*s eine im Vergleich zu Freilandbefunden durchschnittliche Photosynthesekapazität (Abb. 20). Die Reduktion der Photosynthese im vorjährigen Nadeljahrgang liegt damit außerhalb des Bereiches der im Freiland an ungeschädigten Nadeln ermittelten altersabhängigen Reduktion der Photosynthesekapazität (LANGE et al. 1985, SCHULZE et al. 1985). Diese Photosynthesereduktion des vorjährigen Nadeljahrganges ist aber wahrscheinlich nicht auf einen Stickstoffmangel zurückzuführen, da der vergilbte vorjährige Nadeljahrgang einen nur 5 % niedrigeren Stickstoffgehalt als der diesjährige Nadeljahrgang aufwies.

Photosynthesekapazität September 1987



Photosynthesekapazität August 1987

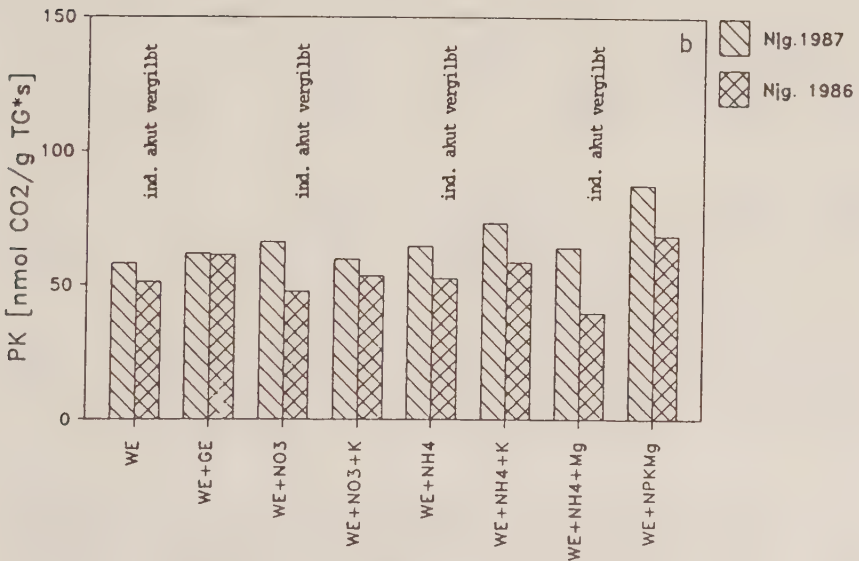


Abb. 21 a,b Photosynthesekapazität dies- und vorjähriger Nadeln Mitte August und Ende September 1987. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Meßtermin	16.-21.9.1986				15.8.1987				21.9.1987			
Versuchs- variante	Njg. 1986		Njg. 1985		Njg. 1987		Njg. 1986		Njg. 1987		Njg. 1986	
	PK		PK		PK		PK		PK		PK	
	EW	MW +/-σ	EW	MW +/-σ	EW	MW +/-σ	EW	MW +/-σ	EW	MW +/-σ	EW	MW +/-σ
WE (IX o. XXV)	65.87 49.93 49.27	55.02 9.39	46.04 89.57 45.59	60.40 25.26	47.70 74.49 51.77	57.99 14.44	46.45 61.14 45.77	51.12 8.68	61.96 97.99 66.91	75.62 15.95	50.34 65.18 58.12	57.88 6.06
WE+GE (X)	111.94 138.80 128.84	126.53 13.58	106.03 140.76 120.24	122.34 17.46	56.80 45.08 83.50	61.79 19.69	58.90 68.82 56.37	61.36 6.58	92.52* 89.65* 96.08*	92.41 3.71	82.36* 79.52* 82.65*	81.51 1.72
WE+Ca+Mg+K (XVI)	89.89 56.00 37.80	61.23 26.44	53.60 45.23 58.90	52.58 6.89	nicht gemessen		nicht gemessen		nicht gemessen		nicht gemessen	
WE+NO3 (XVII)	nicht gemessen		nicht gemessen		60.93 64.75 72.76	66.15 6.04	41.09 48.67 53.27	47.68 6.15	64.73* 64.08* 104.74*	79.18 22.26	70.02* 59.71* 58.91*	62.74 6.30
WE+NO3+K (XXI)	nicht gemessen		nicht gemessen		55.54 59.97 63.22	59.58 3.86	47.63 61.66 50.93	53.41 7.34	64.31 35.24 101.34	66.96 27.05	58.01 41.52 69.27	56.27 11.40
WE+NH4 (XIX)	96.60 49.40 106.25	84.08 30.42	91.51 65.18 70.54	75.74 13.91	58.44 61.99 73.20	64.54 7.70	54.83 71.18 31.59	52.53 19.89	29.48 76.36 47.85	51.23 19.29	30.74 63.66 61.03	51.81 14.94
WE+NH4+K (XX)	96.20 133.52 93.44	107.72 22.39	85.23 115.50	98.27	61.24 107.36 51.12	73.24 29.98	71.90 60.21 43.60	58.57 14.22	92.14 110.74 78.92	93.93 13.05	146* 77.13* 66.05*	96.39 43.30
WE+NH4+Mg (XXII)	nicht gemessen		nicht gemessen		65.05 63.25	64.15	42.27 36.96	39.62	80.41 70.29 54.63	68.44 10.61	86.54 103.92 81.83	90.76 9.50
WE+NPKMg (XXIII)	129.53 127.40 110.23	122.38 10.58	nicht gemessen		67.87 86.32 107.89	87.36 20.03	53.29 62.95 89.35	68.53 18.67	90.51* 103.9* 128.83*	107.74 19.44	75.97* 69.23* 90.83*	78.67 11.05
WE/ZW (XXXI)	85.24 69.73 94.09	83.02 12.33	42.93 40.37 46.65	43.32 3.16	nicht gemessen		nicht gemessen		nicht gemessen		nicht gemessen	
WE+GE/ZW (XXXII)	88.96 50.16 89.64	76.25 22.60	89.30 84.16 104.59	92.68 10.63	nicht gemessen		nicht gemessen		nicht gemessen		nicht gemessen	

Tab. 19 Potentielle Photosynthesekapazität (PK) [nmol CO₂/g TG*s] dies- und vorjähriger Nadeln in den Versuchsjahren 1986-1987 bei Lichtsättigung, im Temperatur optimumbereich, 50 % rel. Luftfeuchte und 2000 ppm CO₂ in der Kammerluft. EW= Einzelwert, MW= Mittelwert, σ= Standardabweichung. Mit * gekennzeichnete Werte stammen vom 13.10.1987. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Die Zumischung von Gartenerde (WE+GE/ZW) bewirkte neben einer Wiederergrünung der "akut vergilbten" Nadeln auch eine Anhebung der Photosynthesekapazität des vorjährigen Nadeljahrganges auf das Niveau der diesjährigen Nadeln (diesj. Nadeln 76.2 ± 22.6 nmol CO₂/g TG*s, vorj. Nadeln 92.68 ± 10.6 nmol CO₂/g TG*s, Abb. 20, Tab. 19).

Die induzierte "akute Vergilbung" auf den mit Stickstoff (WE+NH₄, WE+NO₃, WE+NH₄+Mg) gedüngten Varianten war ebenfalls durch eine geringere Photosynthesekapazität im vorjährigen Nadeljahrgang gekennzeichnet, die jedoch nicht so ausgeprägt war. Da sich die Vergilbungssymptome 1986 zum Herbst hin abgeschwächt hatten, lag die Photosynthesekapazität des vorjährigen Nadeljahrgangs im September 1986 bei der WE+NH₄-Variante mit 75.7 nmol CO₂/g TG*s nur 25% unter derjenigen des einjährigen Nadeljahrgangs (WE+NH₄= 101.4 nmol CO₂/g TG*s, bei Nichtberücksichtigung eines sehr extremen Einzelwertes) und zwischen den Werten für mangel- bzw. optimal ernährte Versuchsvarianten (Tab. 19).

Im Frühsommer 1987 waren die Vergilbungssymptome am stärksten bei den mit Kalium unterversorgten WE+NH₄+Mg-, gefolgt von der WE+NH₄- und WE+NO₃-Varianten ausgeprägt. Dies kam bei den Photosynthesemessungen Mitte August in deutlich verminderten Photosynthesekapazitäten der vorjährigen Nadeln im Vergleich zu den neugebildeten diesjährigen Nadeln zum Ausdruck (Tab. 19).

Im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode zeigten die vorjährigen Nadeln bei diesen Versuchsvarianten eine Tendenz zur Erholung (vgl. Kap.3.1.1.). Diese Erholung führte zu einer etwa 32 % höhere Photosynthesekapazität der WE+NO₃-Variante (62.74 nmol CO₂/g TG*s) und bei der WE+NH₄+Mg-Variante sogar um ca 130 %. (90.76 ± 9.5 nmol CO₂/g TG*s), die mit einer Steigerung des Chlorophyllgehaltes von 0.33 mg/g TG auf 0.65 mg/g TG zusammenfiel. Die teilweise im Herbst auftretende Vergilbung der diesjährigen Nadeln (vgl. Kap.3.1.1.) konnte nur bei der WE+NH₄-Variante mit einer um 21% verminderten Photosynthesekapazität im diesjährigen Nadeljahrgang erfasst werden (Abb. 21). Auf der ungedüngten WE-Variante traten hingegen die Vergilbungssymptome später auf, so daß die Photosynthesekapazität vorjähriger Nadeln im August 1987 nur geringfügig kleiner

waren (-11.8%), die Differenz im September aber auf durchschnittlich -23.4 % anstieg (Tab.19).

Eine bessere Kaliumversorgung führte hingegen zumindest bei der WE+NH₄+K-Variante 1986 und 1987 zu deutlich höheren Photosynthesekapazitäten in beiden Nadeljahrgängen (93-108 nmol CO₂/g TG*s), während die WE+NO₃+K-Variante keine deutlichen Unterschiede erkennen ließ. (Tab. 19).

Die Differenzen der Photosynthesekapazitäten zwischen dem diesjährigen und vorjährigen Nadeljahrgang bei der durch K-Mangel induzierten "akuten Vergilbung" weisen auf die Ähnlichkeit zu der auf Mg-Mangel beruhenden Vergilbung aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw) hin.

Unterschiedliche Photosynthesekapazitäten zwischen diesjährigen und vorjährigen Nadeljahrgängen können für sich allein jedoch noch kein Indiz für eine Schädigung des Photosyntheseapparates sein, da im August auch bei anderen Versuchsvarianten mit guter Mineralstoffversorgung und ohne Vergilbungssymptome niedrigere Photosynthesekapazitäten auftraten, die allerdings in der Mehrzahl weniger stark ausgeprägt waren (WE+GE = -1%, WE+NH₄+K = -20%, WE+NO₃+K = -10%, WE+NPKMg = -21%). Auch im September ergaben sich trotz optimaler Nährstoffversorgung für den vorjährigen Nadeljahrgang zwischen -11.8% (WE+GE) und -27% (WE+NPKMg) geringere Photosyntheseraten als im diesjährigen Nadeljahrgang, die aber auf deutlich höherem Niveau als bei den mangelernährten Versuchsgruppen lagen (Tab. 19).

3.3.2.2. Spezifische Photosynthesekapazität

Eine Auftragung der Photosynthesekapazität diesjähriger und vorjähriger Nadeln gegen den Chlorophyllgehalt der Nadeln ergab in den Versuchsjahren 1986 und 1987 folgende Beziehungen:

1. Die Photosynthesekapazität diesjähriger wie vorjähriger Nadeln stieg im Versuchsjahr 1986 mit steigendem Chlorophyllgehalt entsprechend einer Sättigungskurve an (Abb. 22). Ab etwa 0.8-1 mg/g TG Chlorophyllgehalt der Nadeln begann der Sättigungsbereich der Photosynthesekapazität.
2. Im Bereich niedriger Chlorophyllkonzentrationen (<0.5 mg/g TG) lag im Versuchsjahr 1986 eine relativ hohe Variabilität der

Photosynthesekapazität zwischen 38-94 nmol CO₂/g TG*s vor. In diesen Bereich fallen alle Versuchsvarianten mit "akuter Vergilbung" oder N-Mangelchlorose.

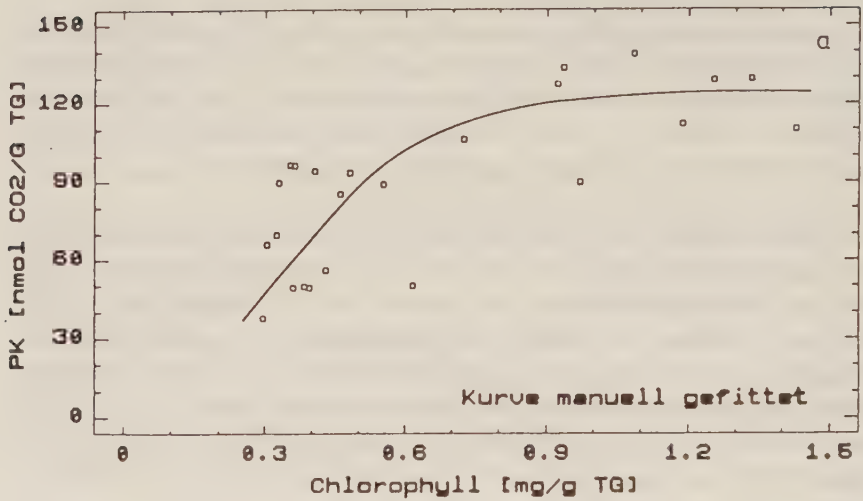
3. Im Versuchsjahr 1987 ergab sich im Konzentrationsbereich bis 1.5 mg Chlorophyllgehalt ebenfalls eine enge Beziehung zwischen Chlorophyllgehalt und Photosynthesekapazität diesjähriger und vorjähriger Nadeln. Dies galt auch zum Zeitpunkt der starken Nadelvergilbungen im August (Daten nicht abgebildet).

Zur Beurteilung der physiologischen Leistungsfähigkeit des Photosyntheseapparates ist ein Bezug der Photosynthesekapazität auf den Chlorophyllgehalt des Assimilationsorganes sinnvoller als ein Bezug auf das Trockengewicht, da die Pigmentkonzentration im Gegensatz zum Trockengewicht in unmittelbarem funktionellem Zusammenhang zur Photosynthese steht. Die aus den Tab. 15-16 und Tab. 19 errechneten spezifischen Photosynthesekapazitäten (nmol CO₂/mg Chl*s) ergeben ein völlig anderes Bild:

1. Vergilbte Fichten mit niedrigem Chlorophyllgehalt <0.5 mg/g TG zeigen keineswegs niedrigere spez. Photosynthesekapazitäten als chlorophyllreichere Fichten, vielmehr liegen die spez. Photosynthesekapazitäten tendenziell mit 120-270 nmol CO₂/mg Chl*s höher als bei den optimal mit Nährstoffen versorgten Fichten (1986: WE+GE= 108.3 ± 17.59 nmolCO₂/g TG*s, WE+NPKMg= 99.3 ± 33.79 nmol CO₂/mg Chl*s, Abb. 23).

2. Diese Beziehung ergab sich grundsätzlich auch im Versuchsjahr 1987, jedoch lagen die spez. Photosynthesekapazitäten, wie auch die Photosynthesekapazität auf einem niedrigerem Niveau. Die exemplarisch für den Chlorophyllgehalt von 0.5 mg/g TG bzw. 1.5 mg/g TG aus den Regressionen berechnete spez. Photosynthesekapazitäten ergaben für die diesj. Nadeln für einen Chlorophyllgehalt von 0.5 mg/g TG im Versuchsjahr 1986 156.26 nmol CO₂/mg Chl*s ($r^2=0.51$, $P=0.001$), im Versuchsjahr 1987 nur 117.26 nmol CO₂/mg Chl*s ($r^2=0.52$, $P=0.001$). Eine um den Faktor 3 erhöhte Chlorophyllkonzentration führte hingegen zu niedrigeren spez. Photosynthesekapazitäten von etwa 50 nmol CO₂/mg Chl*s (Abb. 24).

Photosynthesekapazität/Chlorophyll
diesj. Nadeln, September 1986



Photosynthesekapazität/Chlorophyll
vorj. Nadeln, September 1986

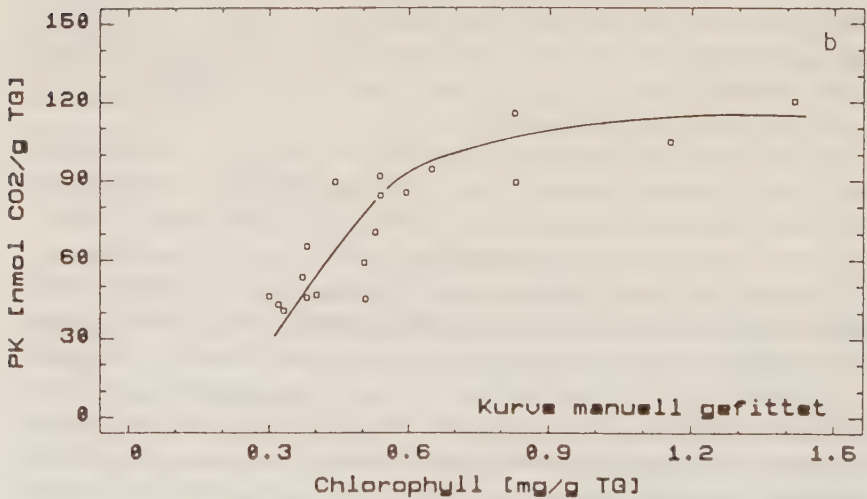


Abb. 22 a,b Beziehung der Photosynthesekapazität dies- und vorjähriger Nadeln zum Chlorophyllgehalt der Nadeln Ende September 1986.

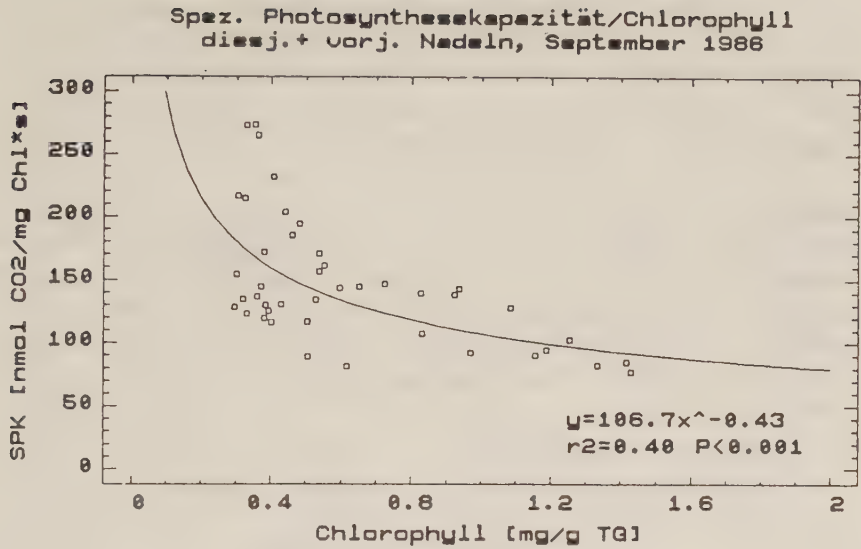
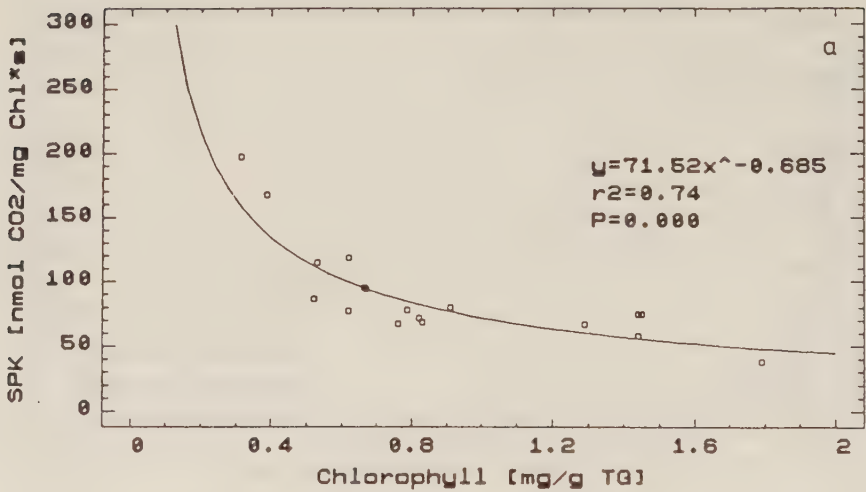


Abb. 23 Beziehung der spez. Photosynthesekapazität dies- und vorjähriger Nadeln zum Chlorophyllgehalt Ende September 1986.

3. Auch "akut vergilbte" Nadeln des vorjährigen Nadeljahrganges der WE/Zw-Versuchsvariante zeigten im Versuchsjahr 1986 mit 124.7 ± 9 nmol CO₂/mg Chl*s gegenüber den wiederergrünenden Nadeln der WE+GE/Zw (118 ± 34 nmol CO₂/mg Chl*s) oder der Hochlandherkunft WE+GE= 119.81 ± 30.8 nmol CO₂/mg Chl*s keine verminderte spez. Photosynthesekapazität.

Demzufolge ergeben sich aus dem Vergleich der spez. Photosynthesekapazitäten keine Anzeichen einer Funktionsstörung des vorhandenen Photosyntheseapparates bei Nadeln mit N-Mangelchlorose, "akuter Vergilbung" und durch Kaliummangel induzierter "akuter Vergilbung".

Spez. Photosynthesekapazität/Chlorophyll
diesj. Nadeln, August 1987



Spez. Photosynthesekapazität/Chlorophyll
vorj. Nadeln, August 1987

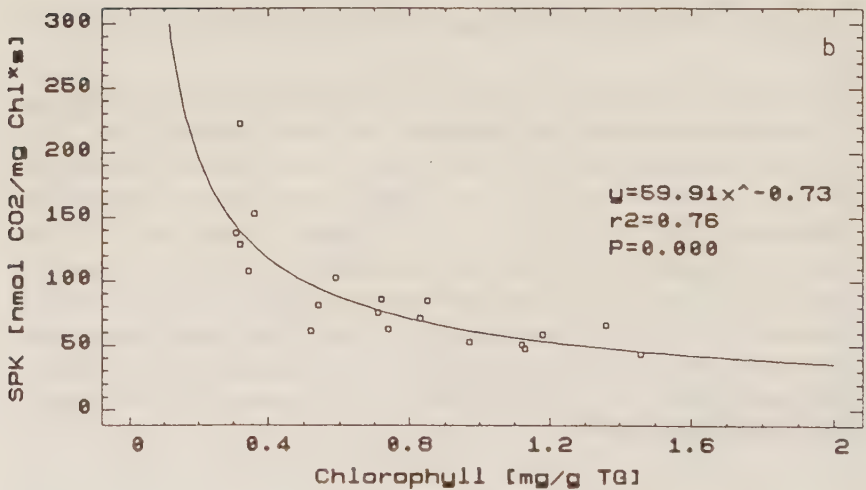


Abb. 24 a,b Beziehung der spez. Photosynthesekapazität dies- und vorjähriger Nadeln zum Chlorophyllgehalt Mitte August 1987.

3.3.2.3. Photosynthesekapazität und Nährelementversorgung

Aus den zuvor beschriebenen Beziehungen zwischen der Mineralstoffversorgung der Versuchsvarianten und der Photosynthesekapazität werden im folgenden direkte Beziehungen zwischen Photosynthesekapazität und Mineralstoffgehalten für Fichte aufgestellt.

Die Abb. 25 zeigt für den dies- und vorjährigen Nadeljahrgang im Versuchsjahr 1986 einen aus der Literatur vielfach bekannten Zusammenhang zwischen Stickstoffgehalt und Photosynthesekapazität (NATR, 1972). Diese Beziehung ähnelt dem Zusammenhang zwischen Photosynthesekapazität und Chlorophyllgehalt der Nadeln, wie in Abb. 22 an diesjährigen Nadeln deutlich wurde.

Photosynthesekapazität/Stickstoff
diesj. und vorj. Nadeln, September 1986

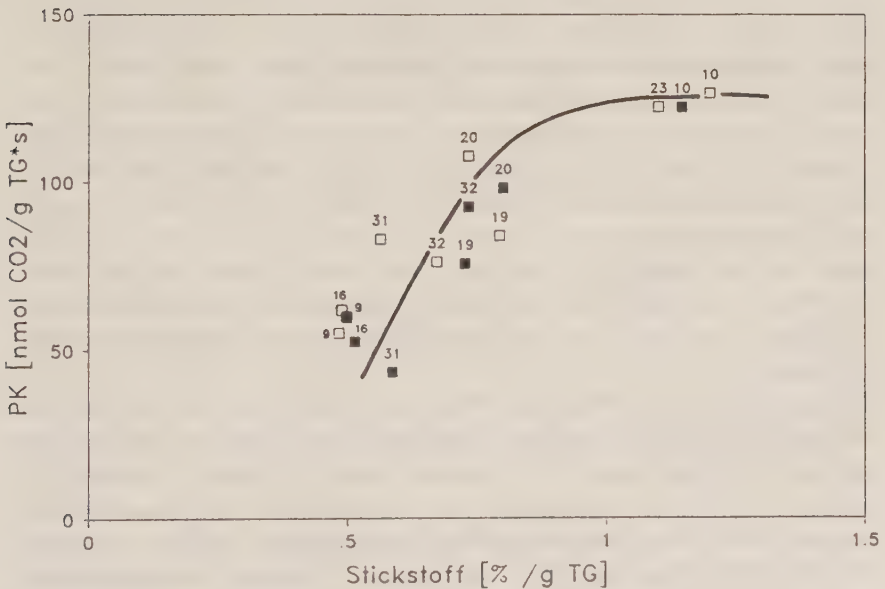


Abb. 25 Beziehung Photosynthesekapazität dies- und vorjähriger Nadeln zum Stickstoffgehalt der Nadeln im Versuchsjahr 1986. Ziffern geben die Behandlungsgruppe an: 9 = WE, 10 = WE+GE, 16 = WE+CaMgK, 19 = WE+NH₄, 20 = WE+NH₄+K, 23 = WE+NPKMg, 31 = WE/Zw (akut vergilbt!), 32 = WE+GE/Zw. (• = vorjährige Nadeln).

Der Stickstoffsättigungsbereich fängt bei einem Stickstoffgehalt zwischen 0.9-1 % N/g TG an und liegt damit etwas unterhalb des in der Literatur bisher beschriebenen Grenzwertes zum Stickstoffmangel (BAULE und FRICKER, 1967). Akuter Stickstoffmangel mit folgender Vergilbung aller Nadeljahrgänge ist bei Fichte bei einem Stickstoffgehalt von etwa 0.5 % N/g TG anzusetzen, da bei dieser Konzentration eine Düngung mit Ca-Mg-K weder einen fördernden Effekt auf die Chlorophyllsynthese, noch auf die Photosynthesekapazität (Abb. 25, Punkte 16) hatte. Für die "akute Vergilbung" der Fichten aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw) ist ein niedriger Stickstoffgehalt jedoch nicht ausschlaggebend, da sich die Photosynthesekapazitäten bei etwa gleichem Stickstoffgehalt (0.56 % bzw. 0.59 %) drastisch um 50 % unterscheiden (Abb. 25, Pkte 31).

Die Beziehung Kalium und Photosynthesekapazität (Abb. 26) zeigte im Versuchsjahr 1986, unter dem Vorbehalt eines einfließenden Effektes des Stickstoffmangels, den typischen Verlauf für die Beziehung Nährstoffgehalt und Pflanzenwachstum bzw. Trockensubstanzproduktion (LARCHER 1980, BOUMA 1983). Die auffallende Verteilung der Werte im Bereich zwischen 4-5 mg K/g, in dem bei etwa gleichen Kaliumgehalten Photosynthesekapazitäten zwischen ca 50 und 100 nmol CO₂/g TG*s bestimmt wurden, resultiert aus dem Verdünnungseffekt bei der Stickstoff+Kaliumdüngung (Pkte 20).

Diese Kurve bestätigt, daß die "akut vergilbten" (WE/ZW, Abb. 26, Pkte 31), sowie die induziert vergilbten Fichten (WE Pkte 9, WE+NH₄ Pkte 19) sich im Defizitbereich der Kaliumversorgung befinden.

Im Versuchsjahr 1987 konnte diese Beziehung vor allem bei den diesjährigen Nadeln bestätigt werden, bei denen mit Stickstoff gedüngte Fichten (Abb. 27 a, WE+NO₃ Pkte 18, WE+NH₄ Pkte 19, WE+NH₄+Mg Pkte 22) aufgrund des zunehmenden Kaliummangels im Herbst auch deutliche Ausbleichungssymptome zeigen konnten. Bei der Auftragung der auf den Stickstoffgehalt bezogenen Photosynthesekapazität gegen das Kalium/Stickstoff-Verhältnis in der Pflanze wird dies besonders deutlich (Abb. 27 b). Trotz in der Regel etwa gleich hoher Stickstoffgehalte (>1 %) bei allen Versuchsgruppen, zeigen die mit zusätzlichem Stickstoff gedüngten Versuchsgruppen (WE+NH₄ Pkte 19, WE+NO₃ Pkte 18,

Photosynthesekapazität/Kalium

diesj. und vorj. Nadeln, September 1986

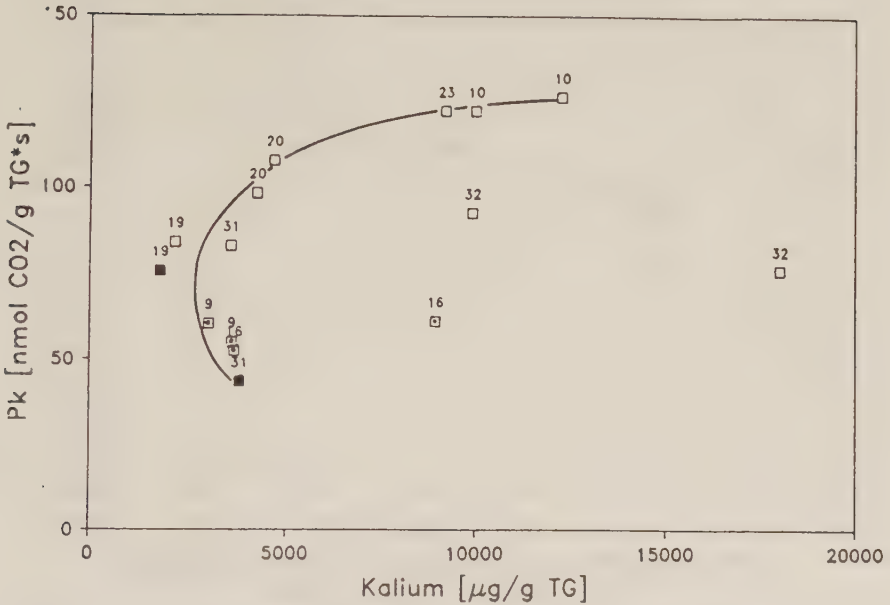


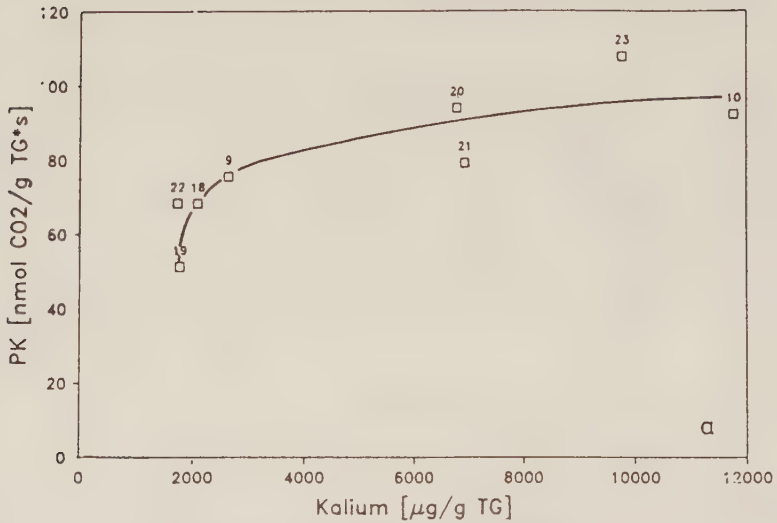
Abb. 26 Beziehung Photosynthesekapazität zum Kaliumgehalt der Nadeln im Versuchsjahr 1986. (• = akute Vergilbung, □ = N-Chlorose, Ziffern = siehe Abb. 25).

WE+NH₄+Mg Pkte 22) sehr niedrige Photosynthesekapazitäten bei einem niedrigen Kalium/Stickstoff-Verhältnis von 0.16. Demzufolge kann der ausreichend vorhandene Stickstoff unter diesen Bedingungen nicht für die Photosynthese genutzt werden. Diese Abhängigkeit bestätigt gleichzeitig den von INGESTAD (1962) angegebenen Grenzwert von 0.5 für das Kalium/Stickstoff-Verhältnis.

Für die vorjährigen Nadeln konnte diese enge Beziehung nicht gefunden werden, jedoch lagen auch hier die obengenannten induziert "akut vergilbten" Versuchsgruppen bei gleich niedrigen K/N-Verhältnissen mit den Photosynthesekapazitäten am niedrigsten (Abb. 28).

Photosynthesekapazität/Kalium

diesj. Nadeln, September 1987



Photosynthesekapazität /K:N-Verhältnis

diesj. Nadeln, September 1987

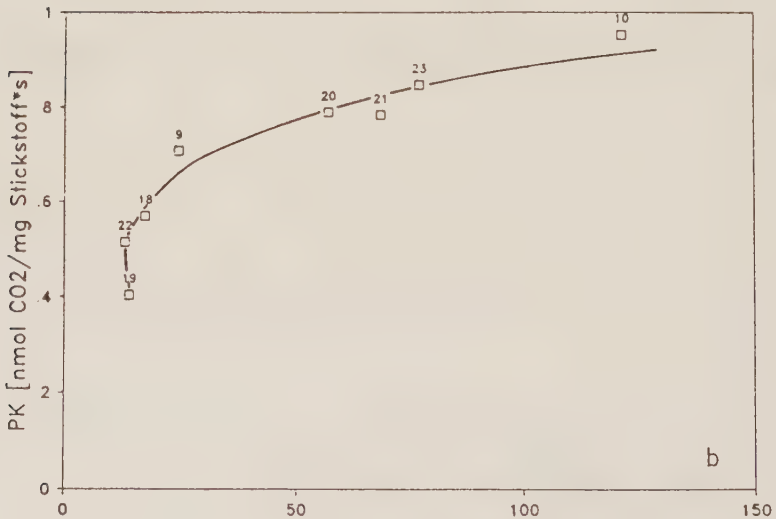


Abb. 27 a, b Beziehung Photosynthesekapazität diesjähriger Nadeln zum Kaliumgehalt bzw. K/N-Verhältnis der Nadeln im September 1987. • = ind. akut vergilbt. (Ziffern = siehe Abb. 25)

Photosynthesekapazität/Kalium vorj. Nadeln, September 1987

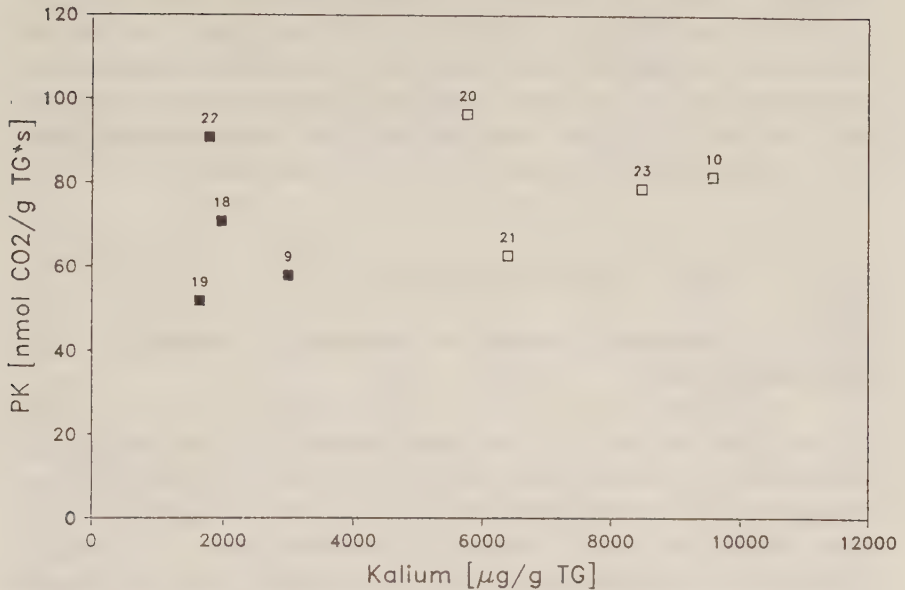


Abb. 28 Beziehung Photosynthesekapazität vorjähriger Nadeln zum Kaliumgehalt der Nadeln im September 1987. • = ind. akut vergilbt, Ziffern = siehe Abb. 25.

Eine Ausnahme bildete die zusätzlich zum Stickstoff mit Magnesium ($\text{WE}+\text{NH}_4+\text{Mg}$ Pkt 22) gedüngte Versuchsgruppe mit ihrer relativ hohen Photosynthesekapazität ($90.76 \pm 9.5 \text{ nmol CO}_2/\text{g TG}\cdot\text{s}$). Hier könnte der hohe Stickstoff- und Magnesiumgehalt eine Erklärung bieten, wenn man annimmt, daß andere Kationen Kalium teilweise funktionell ersetzen können. Dies ist in vitro für Ammonium und Rubidium bekannt (MENGEL, 1979). Relativ niedrige Photosynthesekapazitäten zeigte auch die $\text{WE}+\text{NO}_3+\text{K}$ -Variante (Pkt 21) trotz günstiger K/N-Verhältnisse, was vermutlich auf den vergleichsweise niedrigen N-Gehalt von 0.88% zurückzuführen sein könnte.

Zwischen Magnesiumgehalt und Photosynthesekapazität konnte 1986 und 1987 keine direkte Beziehung gefunden werden, da der Magnesiumgehalt nicht in den extremen Mangelbereich absank und das N-Defizit die dominierende Rolle spielte. Für die ebenfalls

in die Photosynthese eingreifenden Mineralstoffe Mangan, Calcium und Phosphat konnte für das Versuchsjahr 1986 keine Beziehung zur Photosynthesekapazität festgestellt werden.

Im Versuchsjahr 1987 zeigte sich für die auf den Stickstoffgehalt bezogen Photosynthese der diesjährigen Nadeln eine enge Beziehung zu dem Ca/N- und dem Zn/N-Verhältnis, die aber eher als Koinzidenz zu bewerten ist, da diese Mineralstoffe nicht im Mangelbereich lagen (Daten nicht abgebildet).

3.3.2.4. In-vivo Chlorophyllfluoreszenz

3.3.2.4.1. Charakteristische Fluoreszenztransiententypen der Containerpflanzen

Der zeitliche Verlauf der Chlorophyllfluoreszenz bei Belichtung vorverdunkelter Blattorgane ist ein sensibler Indikator für den Ablauf der photosynthetischen Primär- und Sekundärprozesse (Reviews Papageorgiu 1975, LAVOREL und ETIENNE 1977) und geeignet Photosynthesestörungen als Folge verschiedener Umwelteinflüsse zu dokumentieren (SCHREIBER und BILGER 1985, SMILIE und HETHERINGTON 1983).

Die unterschiedlich behandelten Fichten des Containerversuchs zeigten 1986 bei den Messungen mit dem Brancker SF-10 Fluoreszenzmeßkopf keinen einheitlicher Transientenverlauf, sondern es kristallisierten sich verschiedene Transiententypen heraus (Abb. 29).

So traten bei den WE+GE-Varianten überwiegend Fluoreszenztransienten entsprechend der Abb. 29 a, oder auch Transienten auf, die sonst vor allem bei den Versuchsvarianten WE+NH₄+K, WE+NPKMg und der Variante mit wiederergrünenden Fichten (WE+GE/Zw) vorkamen (Abb. 29 d). Bei N-chlorotischen Fichten (WE, WE+CaMgK) konnten überwiegend Transienten entsprechend der Abb. 29 b, c oder auch entsprechend der Abb. 29 d bestimmt werden. Das Auftreten verschiedener Transiententypen bei diesen Versuchsvarianten ist keinesfalls bereits ein Anzeichen für eine Schädigung des Photosyntheseapparates, da unterschiedliche Transiententypen auch kennzeichnend für verschiedene mor-

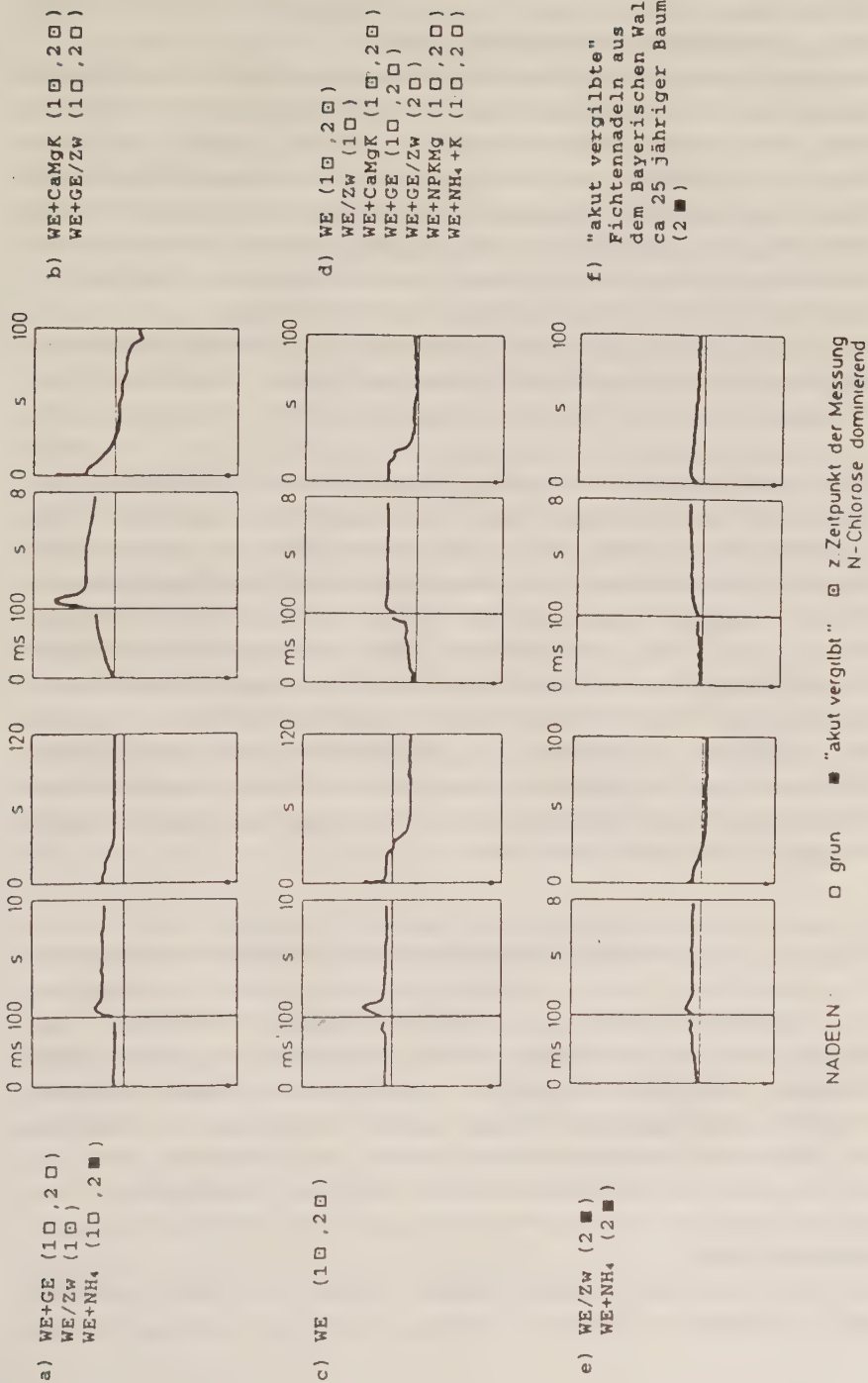


Abb. 29 a-f Typische Chlorophylla-Fluoreszenztransienten dieses (1) und vorjähriger (2) grüner und vergilter Nadeln des Containerversuchs im Sommer 1986.

phologische und physiologische Anpassungen sein können (NAGELE 1986, LICHTENTHALER und RINDERLE 1988).

Besonders abweichende Transiententypen zeigten sich hingegen bei den Fichten der "akut vergilbten" (WE/Zw) und der induziert "akut vergilbten" Versuchsvarianten (WE+NH₄), die nur sehr schwach ausgeprägte, auf eine mögliche Schädigung hinweisende Transienten ergaben (Abb. 29 e). Für die vergilbten Fichten der WE+NH₄-Variante ergaben sich allerdings auch der Abb. 29 a entsprechende Transienten, so daß ein einheitlicher Fluoreszenztransient bei "akuter Vergilbung" nicht besteht.

Bei frisch abgeschnittenem Fichtenmaterial älterer Bäume aus dem Bayerischen Wald mit Symptomen der "akuten Vergilbung" ergab sich ein anderer Transiententyp (Abb. 29 f).

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Fluoreszenztransienten traten besonders bei der "schnellen Komponente" des Fluoreszenztransienten (d.h. dem Verlauf bis zum Fluoreszenzmaximum), kennzeichnend für den Zustand der Pigmentantenne und der Reaktionszentren, und dem Verlauf der "langsamen Komponente" (d.h. die Abklingphase des Fluoreszenztransienten) kennzeichnend für den Ablauf der photosynthetischen Dunkelreaktionen auf. Die große Variabilität der Transienten im Bereich der "langsamen Komponente" ist der herkömmlichen Transientenanalyse nur schwer zugänglich. Aus diesen Gründen wurden in die Interpretation und Analyse nur die eindeutig beschreibbaren Kennwerte einbezogen (vgl. Kap. 2.3.5.).

3.3.2.4.2. Die "Schnelle Komponente" des Fluoreszenztransienten

Die "schnelle Komponente" der Fluoreszenztransienten der diesjährigen und vorjährigen Nadeln ist sowohl bei grünen ausreichend mit Mineralstoffen versorgten Fichten (WE+GE, WE+NPKMg, WE+NH₄+K, Abb. 29 a,d), als auch bei den hellgelben bis gelbgrünen N-chlorotischen Fichten (WE, WE+CaMgK, Abb. 29 b,c) durch einen gleichartigen sehr schnellen Anstieg der Fluoreszenz auf ein Maximum unmittelbar nach Belichtungsbeginn gekennzeichnet.

Bei den "akut vergilbten" Fichten (WE/Zw) und den induziert "akut vergilbten" Fichten (WE+NH₄) wurde in einigen Fällen

dasselbe Anstiegsverhalten der Fluoreszenz wie bei grünen Fichten der WE+GE-Variante gefunden, in anderen verlief die Anstiegsphase stark reduziert ab (Abb. 29 e), was auf eine geringere Reduktionskapazität der Elektronendonorseite zurückzuführen sein könnte.

Im zeitlichen Auftreten des Fluoreszenzmaximums konnten zwischen N-chlorotischen Nadeln (WE, WE+CaMgK) und den "akut vergilbten" Nadeln (WE/Zw, WE+NH₄) einerseits und den grünen Fichten (WE+GE, WE+NPKMg) andererseits keine signifikanten Unterschiede gefunden werden (Merkmal T3, Abb. 30). Die Zeit bis zum Erreichen des Fluoreszenzmaximums lag bei allen Fichten mit 0.6-0.7 s nach Belichtungsbeginn im üblichen Zeitrahmen (LICHTENTHALER et al., 1986). Die variable Fluoreszenz (Merkmal (F3-F1)/F1), die stark an die Aktivität der Pflanze gekoppelt ist, war innerhalb eines Nadeljahrganges überwiegend gleich groß. Die variable Fluoreszenz der verschiedenen Versuchsvarianten lag im ersten Nadeljahrgang zwischen 0.32-0.38, nur die N-chlorotischen WE+CaMgK- ($v_F = 0.32-0.54$) und WE+NH₄+K-Variante ($v_F = 0.48$) zeigten teilweise eine höhere variable Fluoreszenz (Abb. 31).

Die zweijährigen Nadeln wiesen mit 0.48-0.54 allgemein einen höheren Anteil der variablen Fluoreszenz als die einjährigen Nadeln auf (Abb. 31). Zwischen den verschiedenen Versuchsvarianten der Hochland/Frömmel-Herkunft, insbesondere den N-chlorotischen Fichten und den WE+GE- und WE+NPKMg-Fichten konnten jedoch keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (Abb. 31).

Auch für "akut vergilbte" Fichten des Containerversuchs konnten keine systematisch auftretenden Unterschiede in der variablen Fluoreszenz zu grünen Fichten gefunden werden. Zwar wurde für "akut vergilbte" Fichten der WE/Zw-Variante eine große Schwankungsbreite der Werte ($v_F = 0.21-0.48$) in den vergilbten vorjährigen Nadeln gefunden, die Werte lagen jedoch noch in dem Wertebereich der für grüne Fichtennadeln bestimmt wurde (Abb. 31).

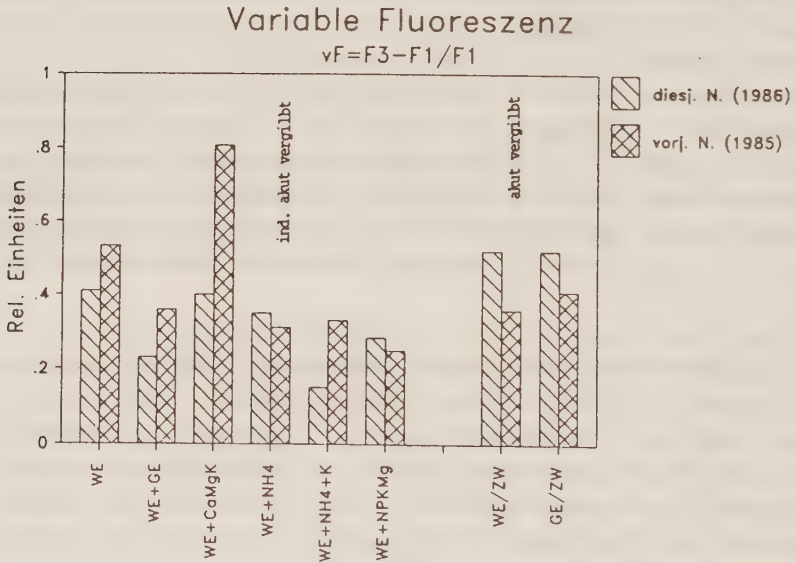
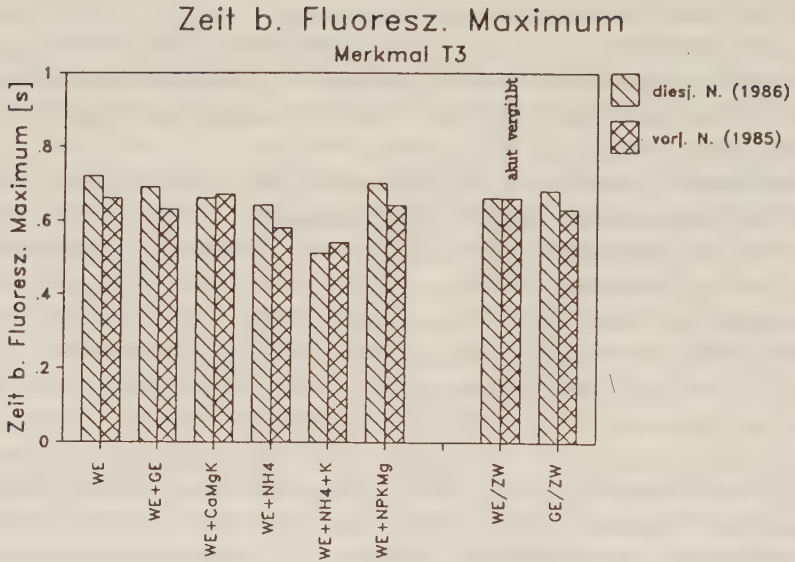


Abb. 30 Zeit bis zum Auftreten des Fluoreszenzmaximums (Merkmal T₃) im Sommer 1986.

Abb. 31 Die variable Fluoreszenz (Merkmal $(F_3 - F_1) / F_1$) für verschiedene Versuchsvarianten im Sommer 1986. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

3.3.2.4.3. Die "langsame" Komponente des Fluoreszenztransienten

Deutliche Unterschiede zwischen den Untersuchungsgruppen ergaben sich in der "langsamen" Komponenten der Fluoreszenztransienten.

Im "Normalfall" eines photosynthetisch aktiven Blattes folgt unmittelbar auf das Fluoreszenzmaximum eine rasche Fluoreszenzlöschung infolge des einsetzenden Calvincyclus und dem dadurch bedingten Elektronentransports vom Q_A über das Photosystem I zum NADP-Pool. Die Amplitude der Fluoreszenzlöschung hängt vom Aktivitätszustand der Chloroplasten ab.

Im allgemeinen setzte ca 0.02 bis 0.08 sec nach Beginn des Fluoreszenzmaximums (Differenz der Merkmale T3-T2) eine rasche Fluoreszenzlöschung ein, die bei den N-chlorotischen Nadeln der WE- und WE+CaMgK-Varianten (Abb. 29 b,c) über deutlich ausgeprägte Zwischenplateaus erfolgte. Eine deutliche Abwandlung von diesem "Normaltypus" wurde vor allem bei gut mit Nährstoffen versorgten Behandlungsgruppen (WE+GE, WE+NPKMg) gefunden. Bei diesen Proben wurde der Elektronentransport eine Zeitlang blockiert, wie aus dem konstant hohen Fluoreszenzniveau nach P hervorgeht, bevor er schlagartig einsetzte und zu einem raschen Abfall der Fluoreszenzintensität führte (Abb. 29 d). Daß dieser Typus bereits eine Schädigung andeutet ist nicht wahrscheinlich, da die Fichten der WE+GE- und WE+NPKMg-Variante hohe Photosynthesekapazitäten aufwiesen (Abb. 20). Vielmehr ist bei diesen Fichten eine andere Form der Dunkeladaptation anzunehmen.

Im Vergleich zu den gut mit Nährstoffen versorgten Versuchsvarianten mit hohem Chlorophyllgehalt (WE+GE, WE+NPKMg) fällt bei den durch N-Chlorose gelbgrünen Nadeln (WE, WE+CaMgK) und den wiederergrünenden Fichten (WE+GE/Zw) die vergleichsweise große Amplitude des Fluoreszenzabfalls für beide Nadeljahrgänge auf (Abb. 29 b,c). So wurde für den N-chlorotischen diesjährigen Nadeljahrgang der WE-Variante für den Vitalitätsindex ein Durchschnittswert von 0.41 gegenüber 0.23 bzw. 0.28 für den grünen Nadeljahrgang der WE+GE bzw. WE+NPKMg-Variante ermittelt (Abb. 32). Bei Nadeln der WE+CaMgK Behandlung lagen diese Werte mit 0.85 noch weit höher (Abb. 32).

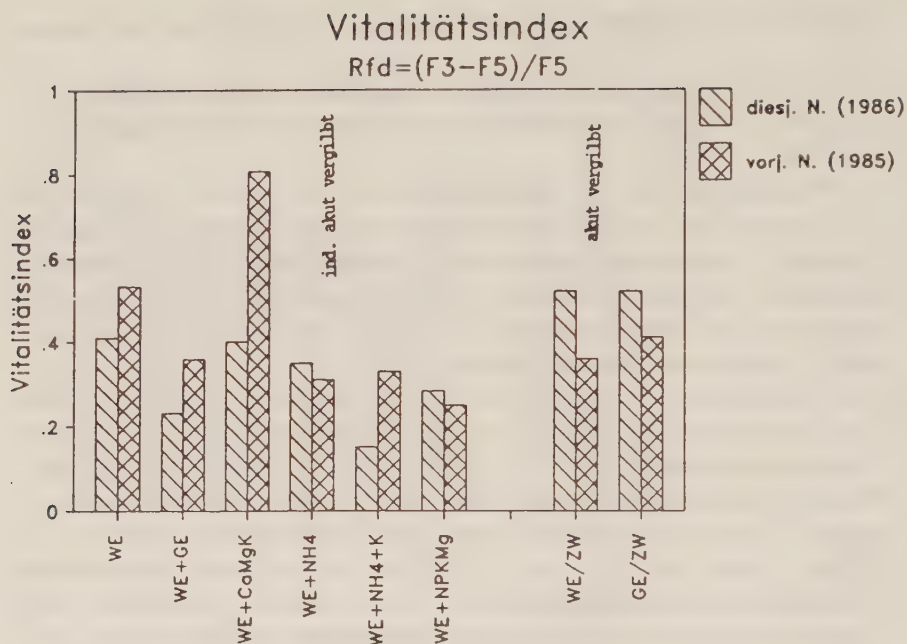


Abb. 32 Mittelwerte des Vitalitätsindex ($Rfd = (F3 - F5) / F5$) verschiedener Versuchsvarianten des Containerversuchs im Sommer 1986. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Für den zweijährigen Nadeljahrgang ergab sich ein entsprechendes Verhältnis zwischen den Vitalitätsindizes N-chlorotischer (WE, WE+CaMgK) bzw. induziert vergilbter Nadeln (WE+NH₄) und grünen, chlorophyllreichen Nadeln (WE+GE, WE+NPKMg). Das Niveau der Vitalitätsindizes der zweijährigen Nadeln lag ähnlich wie bei der variablen Fluoreszenz höher als bei den einjährigen Nadeln (Abb. 32). Der Vitalitätsindex des "akut vergilbten" Fichtenmaterials (WE/Zw) wies insbesondere im "akut vergilbtem" zweitem Nadeljahrgang mit 0.53 keine niedrigeren Werte als die wiederergrünenden WE+GE/Zw (0.41) oder die WE+GE (0.36) Fichten auf.

Auch der Vitalitätsindex der induziert "akut vergilbten" Fichten der WE+NH₄-Variante war mit 0.53 gleich groß.

Dieses Ergebnis entspricht der Tendenz der spez. Photosynthesekapazität, die bei N-chlorotischen (WE, WE+CaMgK), "akut vergilbten" (WE/Zw) und induziert vergilbten Nadeln (WE+NH₄),

gleiche bzw. tendenziell höhere Werte als bei den optimal mit Nährstoffen versorgten Fichten (WE+GE, WE+NPKMg) aufwies (vgl. Kap. 3.3.2.2.) .

3.3.2.4.4. Verhalten der photochemischen (qQ) und nicht photochemischen (qE) Fluoreszenzlöschung

Im Versuchsjahr 1987 wurde zur genaueren Analyse der auftretenden Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungsgruppen die in Kap. 2.3.5. erläuterte PAM-Technik angewendet. Zwei typische, mit dieser Methode ermittelte Transienten für grüne (WE+GE) und durch Kaliummangel "akut vergilbte" Einzelnadeln (WE+NO₃) des diesjährigen und vorjährigen Nadeljahrganges sind in Abb. 33 a-d dargestellt. Der qualitative Verlauf der Fluoreszenztransienten zeigt zwischen den ausreichend mit Nährstoffen versorgten grünen Nadeln der WE+GE-Variante und den unzureichend mit Kalium versorgten "akut vergilbten" Nadeln der WE+NO₃-Variante keine auffälligen Unterschiede die auf eine Schädigung der Photosynthese hinweisen. Bei den vergilbten Nadeln führt der geringe Chlorophyllgehalt aber zu kleineren Fluoreszenztransienten, die auf eine geringere Photosynthesekapazität bezogen auf die Blattfläche oder das Trockengewicht (vgl. Kap. 3.3.2.1.) hinweisen.

Auch die Berechnung des Vitalitätsindex aus diesen Transienten ergibt keine Hinweise auf eine Schädigung des Photosyntheseapparates, da bei den vergilbten Nadeln beider Nadeljahrgänge höhere Vitalitätsindices (WE+NO₃, Rfd=1.04-1.1) als bei den entsprechenden grünen Nadeln (WE+GE, Rfd=0.84-0.90) gefunden werden konnten (Abb. 33 a-d).

Analog zu KITAJIMA und BUTLER (1975) und BJÖRKMANN und DEMMIG (1987) wurde das Verhältnis $(F_{\text{Max}} - F_0) / F_{\text{Max}}$ durch die Gabe eines einzelnen Lichtblitzes nach der Dunkelzeit bestimmt. Dieses Verhältnis lag bei der Fichte der WE+GE-Variante in beiden Nadeljahrgängen bei 0.78 , bei der vergilbten Fichte (WE+NO₃) bei 0.76 bzw. 0.81 (diesj. bzw. vorj. Nadeln), so daß keine Unterschiede zwischen diesen beiden Fichten in der Effektivität der Photochemie des Photosystem II bei Raumtemperaturen vorlagen.

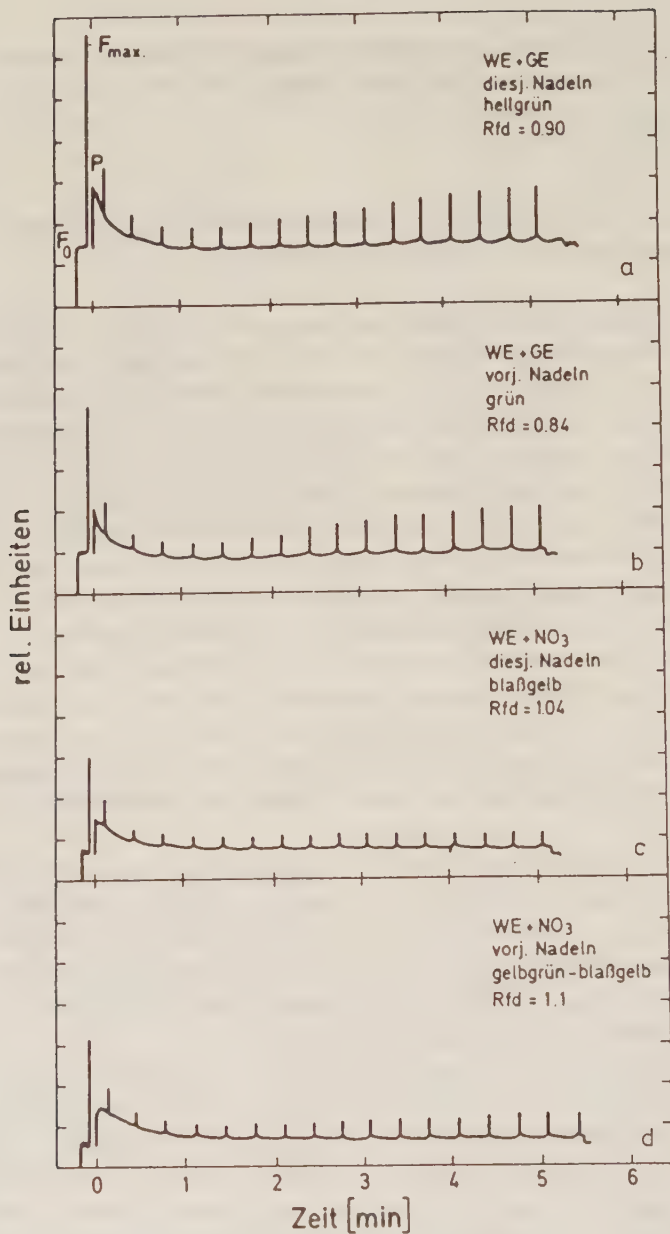
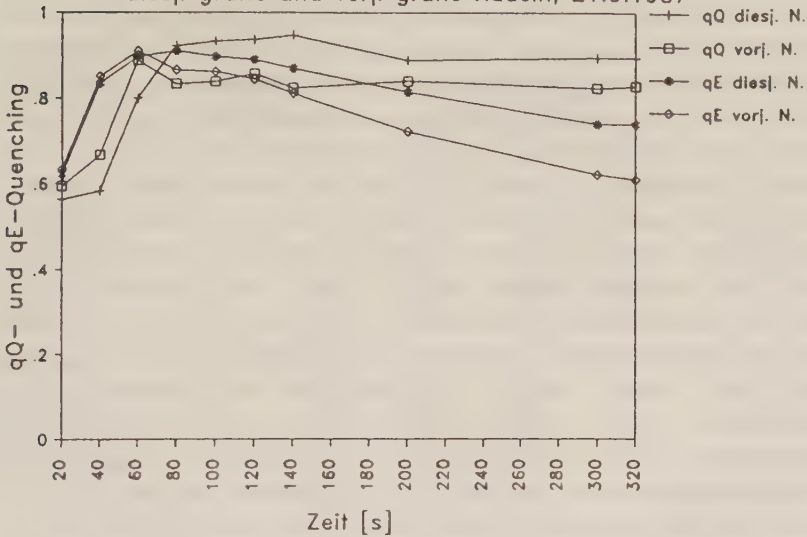


Abb. 33 a-d Typische Fluoreszenztransienten diesjähriger und vorjähriger Nadeln grüner (WE+GE) und induziert akut vergilbter Fichten (WE+NH₄) des Containerversuchs im September 1987. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

qQ und QE Versuchsvariante WE+GE

diesj. grüne und vorj. grüne Nadeln, 21.9.1987



qQ und QE Versuchsvariante WE+NO₃

diesj. gelbgrüne und vorj. vergilbte Nadeln, 21.9.1987

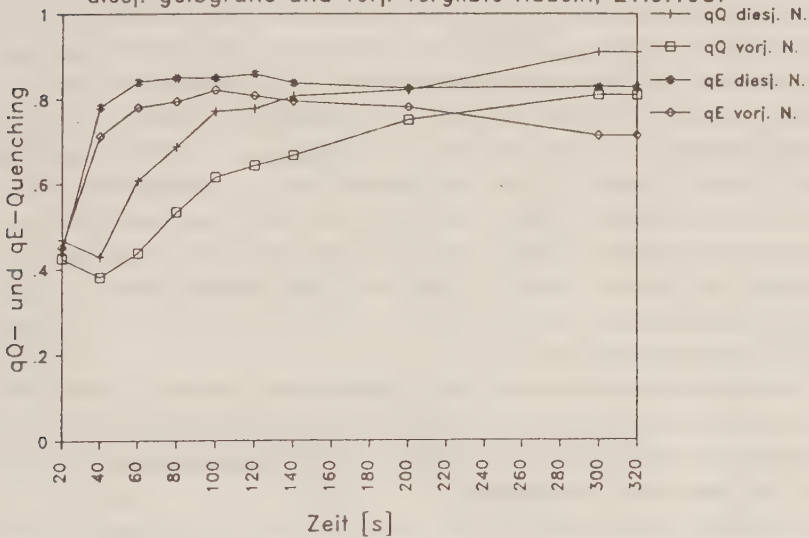


Abb. 34 zu Abb. 33 gehörende Verlaufskurven des qQ und qE-Quenchings der Versuchsvariante WE+GE.

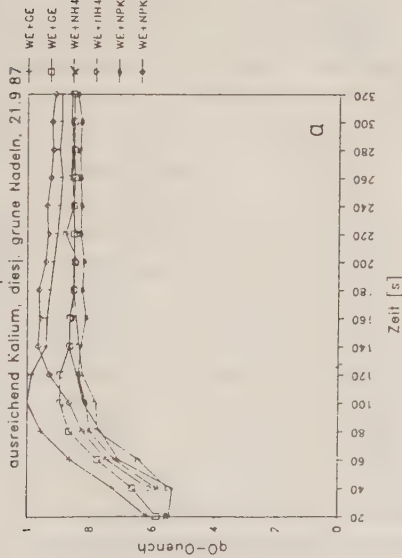
Abb. 35 zu Abb. 33 gehörende Verlaufskurven des qQ und qE-Quenchings der Versuchsvariante WE+NO₃. Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Der Transientenverlauf bei einer Belichtung über ca 6 min zeigt jedoch bei Gabe von Lichtsättigungsblitzen, die die Beschreibung des Redoxzustandes von Q_A erlauben sollen, Unterschiede zwischen diesen beiden Fichten der Versuchsvarianten WE+GE und WE+NO₃ (Abb. 34, Abb. 35). Der Elektronenakzeptor Q_A würde demnach bei den diesjährigen und vorjährigen vergilbten Nadeln (WE+NO₃) langsamer oxidiert als bei den grünen Nadeln (WE+GE), was in dem langsameren Anstieg der Lichtsättigungsblitze (Abb. 33 a-d) bzw. dem langsameren Anstieg von qQ im Belichtungsverlauf zum Ausdruck kommt (Abb. 34, Abb. 35). Bereits 60-80 s nach Belichtungsbeginn erreichen die grünen Nadeln der WE+GE-Variante den maximalen Anteil des qQ-Quenchings, während die vergilbten Nadeln (WE+NO₃) das Maximum des Fluoreszenzquenchings erst nach 300 s erreichen (Abb. 34-35). Gleichzeitig liegen auch im qE-Quenching Unterschiede zwischen diesen Beispielstransienten vor. Bei der Versuchspflanze der WE+GE-Variante erfolgt mit dem Aufbau des Protonengradienten ein Anstieg des qE-Quenchings gefolgt von einem langsamen Abfall mit fortgesetzter Belichtungszeit, welcher dem ATP-Verbrauch im Calvincyclus zugeschrieben wird (SCHREIBER und BILGER, 1985). Dieser Verlauf ist typisch für aktive Fichtennadeln und auch bei anderen Coniferen gefunden worden (LICHTENTHALER und RINDERLE, 1988). Bei den vergilbten Nadeln der WE+NO₃-Variante bleibt hingegen der Anteil des qE-Quenching entweder konstant hoch (diesj. Nadeln) oder es erfolgt ein vergleichsweise nur geringfügiger Abfall (vorj. Nadeln, Abb. 35). Letzterer Kurvenverlauf entspricht einem Transientenverlauf bei Anwendung des ATP-ase Inhibitors TENTOXIN, der zu einem konstant hohen Anteil des qE-Quenchings führt, während qQ nur langsam ansteigt (SCHREIBER und BILGER, 1985).

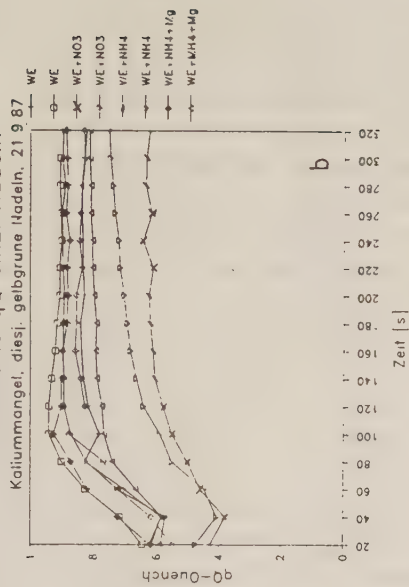
Zur weiteren Verifizierung der Unterschiede zwischen grünen Nadeln und den durch Kaliummangel "akut vergilbten" Nadeln wurden im September 1987 Fichten mehrerer Versuchsvarianten mit und ohne Kaliummangel untersucht.

Unterschiede traten in erster Linie bei den "akut vergilbten" vorjährigen Nadeln auf, bei denen der Anstieg des qQ-Koeffizienten langsamer erfolgte. Außerdem lag ein Teil der qQ-Koeffizienten der "akut vergilbten" vorjährigen Nadeln und der diesjährigen Nadeln deutlich niedriger als bei den Fichten mit ausreichender Kaliumversorgung (Abb. 36 a-b, Abb.38 a-b).

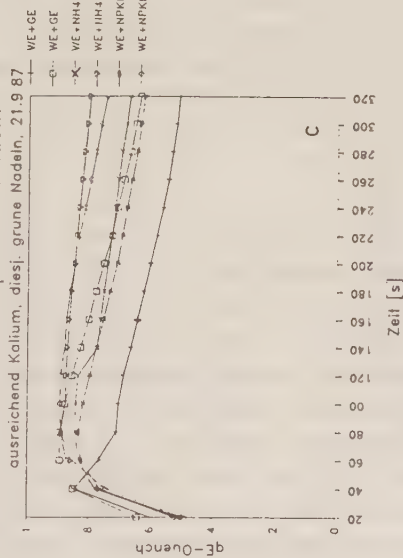
Mittelwerte qQ einz. Nadeln



Mittelwerte qQ einz. Nadeln



Mittelwerte qE einz. Nadeln



Mittelwerte qE einz. Nadeln

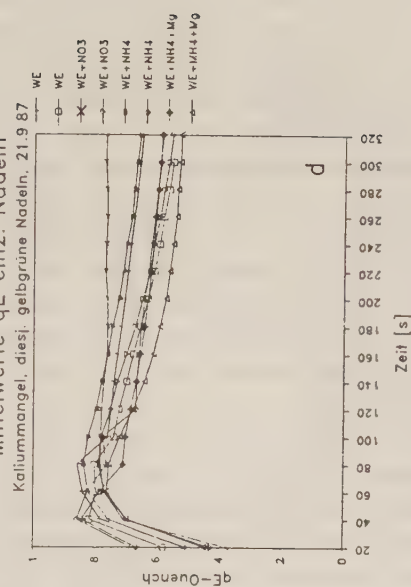


Abb. 36 a-d Vergleich des qQ- und qE-Quenchings diesjähriger Nadeln verschiedener Versuchsvarianten mit Kaliummangel + ind. akuter Vergilbung und ausreichender Kaliumversorgung ohne Vergilbung im September 1987.

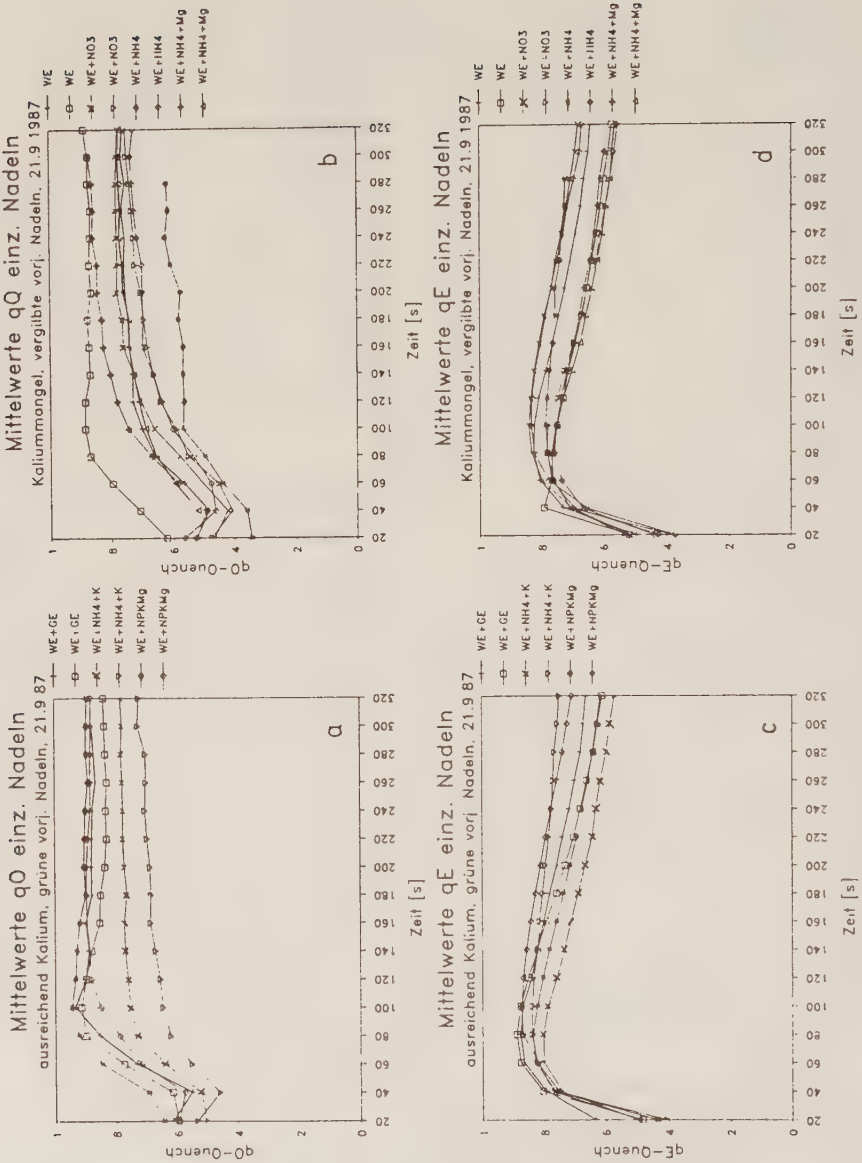


Abb. 37 a-d Vergleich des qQ- und qE-Quenchings vorjähriger Nadeln verschiedener Versuchsvarianten mit Kaliummangel + ind. akuter Vergilbung und ausreichender Kaliumversorgung ohne Vergilbung im September 1987.

Den höchsten Anteil des photochemischen Fluoreszenzquenchings (qQ) zeigten jeweils die optimal mit Mineralstoffen versorgten Nadeln der Versuchsvarianten WE+GE und WE+NPKMg (Abb. 37 a-b). Die Fluoreszenzlöschung durch "energy-quenching" an den Membranen (qE) wird hingegen in der Regel durch den Kaliummangel in beiden Nadeljahrgängen nicht beeinflusst, wie der gleichartigen Abfall des qE-Koeffizienten der "akut vergilbten" und nicht vergilbten Fichten zeigt (Abb. 37 c-d, Abb. 37 c-d).

Dieses Verhalten des qQ und qE-Quenchings vergilbter Nadeln entspricht nicht der bisher durch ATP-ase Hemmer (Tentoxin), durch künstliche Elektronenakzeptoren (Methylviologen) oder durch Hemmstoffe die den Aufbau eines Protonengradienten verhindern (Nigericin) gefunden Transientenveränderungen (SCHREIBER und BILGER, 1985).

Die bei einem Teil der "akut vergilbten" Fichten auftretenden geringeren qQ-Koeffizienten nach 320 s Belichtungszeit könnten auf eine geringere Lichtquantennutzung zurückzuführen sein. Zwischen der potentiellen Photosynthesekapazität und qQ besteht jedoch nur bei Lichtsättigung und CO₂-Sättigung ein enger Zusammenhang (SCHREIBER und BILGER, 1985), so daß mit den bei Schwachlicht und fehlender CO₂-Sättigung in diesem Versuch gewonnenen qQ-Koeffizienten nur Aussagen über die Lichtquantennutzung unter diesen Verhältnissen möglich sind.

Zusammenfassung

- Bei den "akut vergilbten und induziert "akut vergilbten" Fichten war die Photosynthesekapazität im diesjährigen Nadeljahrgang im Herbst (1987) durchschnittlich um -24 % und im vorjährigen Nadeljahrgang um -26.5 % (ohne einen Extremwert) niedriger als bei den ausreichend mit Mineralstoffen versorgten Fichten. Der (induz.) "akut vergilbte" Nadeljahrgang zeigte im Vergleich zu dem diesjährigen grünen Nadeljahrgang zwischen -19 % bis - 48 % niedrigere Photosynthesekapazitäten. Auch bei ausreichender Mineralstoffversorgung traten zwischen diesjährigen und vorjährigen Nadeln, wenn auch weniger stark ausgeprägte, Unterschiede auf (-1% bis - 27%).

- Die spezifische Photosynthesekapazität war bei vergilbten Nadeln unabhängig von der Vergilbungsursache größer als bei chlo-

rophyllreicheren Nadeln, so daß sich keine Hinweise auf eine funktionelle Schädigung des Photosyntheseapparates ergaben.

- Die Photosynthesekapazität zeigte eine enge Beziehung zum Chlorophyll-, Stickstoff- und Kaliumgehalt der Nadeln.

- Die Chlorophyll a-Fluoreszenz "akut vergilbter" und N-chlorotischer Nadeln zeigte keine eindeutigen einer Schädigung zu-rechenbaren Unterschiede zu den grünen Nadeln. Bei einem Teil der "akut vergilbten" Nadeln ergaben sich Hinweise auf eine geringere Lichtquantennutzung bei Schwachlichtbedingungen.

3.3.3. Frostresistenz

Starke Schäden traten unmittelbar nach der Pflanzung nach einem strengen Frosteinbruch zum Jahresbeginn 1985 mit Temperaturen bis -31.5°C (Abb. 38) und einer unzureichenden Schneebedeckung der Pflanzen auf. Die Schäden traten vor allem an den Nadeln auf, die zunächst Reflexionsänderungen der Epidermis zeigten, mit den ersten wärmeren Tagen im Frühjahr braun wurden und schließlich abfielen. Die Schäden könnten allerdings auch durch Frosttrocknis verursacht sein, da die Pflanzung erst im November 1984 erfolgte und wenig Zeit für die Ausbildung neuer Wurzelmasse blieb. Effekte der verschiedenen Düngungsmaßnahmen konnten zu diesem Zeitpunkt noch nicht festgestellt werden, allerdings wurden Unterschiede in der Frostresistenz zwischen den verschiedenen Fichtenherkünften deutlich. Die Fichtenherkunft Tiefland/Renz war am stärksten von Frosts Schäden betroffen.

Im Winter 1986/87 wurde die Frostresistenz für eine Auswahl der Versuchsvarianten während der Abhärtungsphase, im Hochwinter und in der Enthärtungsphase experimentell bestimmt. Die zweiphasige Frosthärteentwicklung setzt im Herbst mit den kürzer werdenden Tageslängen ein und wird durch Temperaturen $< 5^{\circ}\text{C}$ gefördert (SAKAI und LARCHER, 1987). Die Entwicklung der Frosthärte ist verbunden mit Umstellungen des Zucker-, Protein- und Lipidstoffwechsels (SAKAI und LARCHER, 1987), gleichzeitig erfolgen bei der Fichte Veränderungen der Membran- und Chloroplastenstrukturen (SENDER et al., 1975). Mitte Dezember kön-

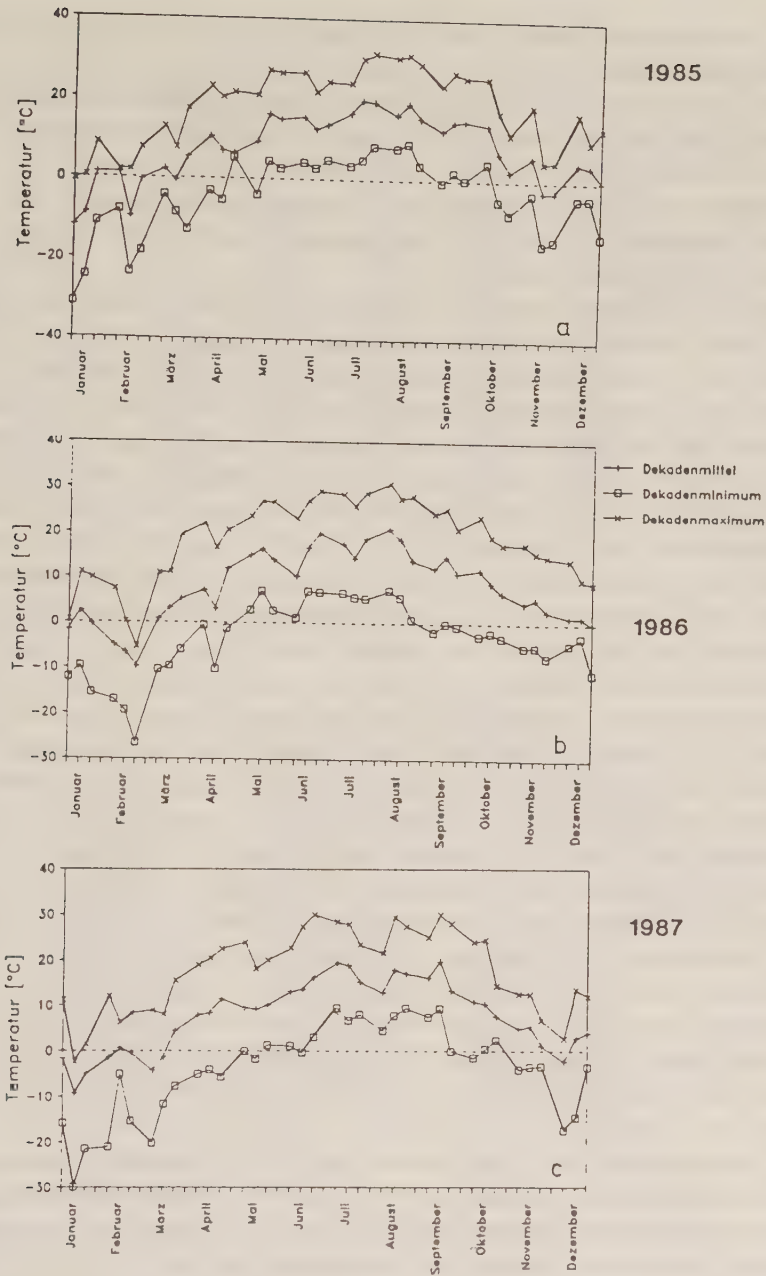


Abb. 38 a-c Temperaturklima auf der Versuchsfläche (2 m über d. Boden) in den Versuchsjahren 1985-1987.

nen in der Regel bereits Temperaturen bis -30°C von der Fichte toleriert werden.

Bei ausreichender Mineralstoffversorgung der Fichten konnte im Winter 1986/87 auf den WE+GE- (aller Fichtenherkünfte) und den mit Volldünger (WE+NPKMg) gedüngten Varianten bereits im November eine Frostresistenz der Fichten bis mindestens -20°C , Mitte Dezember bis -30°C , der maximal testbaren Temperatur, festgestellt werden (Abb. 39).

Der Nährstoffmangel auf den ungedüngten WE-Varianten, der 1986 aus einem Stickstoff- und Kaliummangel bestand, führte hingegen neben der "akuten Vergilbung" auch zu einer Verzögerung der Frostresistenzentwicklung. Alle Fichtenherkünfte auf den ungedüngten WE-Varianten wiesen im November eine Resistenz zwischen -15°C und -20°C , die sich bis Mitte Dezember nur bei der Fichtenherkunft WE/R auf -25°C erhöhte (Abb. 39). Erst Ende Dezember und im Januar wurde schließlich auch bei diesen Varianten eine Frostresistenz bis mindestens -30°C festgestellt (WE/E bis -25°C , Abb. 39). Der Mineralstoffmangel auf den ungedüngten WE-Varianten verursachte nicht nur eine verzögerte Frostresistenzentwicklung, sondern auch einen vorzeitigen Resistenzverlust im Frühjahr; das Resistenzniveau lag auf den mineralstoffarmen WE-Varianten Mitte April nur noch zwischen -5°C und 7.5°C , während die ausreichend mineralstoffversorgten Versuchsvarianten (WE+GE, WE+NPKMg) noch Temperaturen bis -15°C aushielten. Nur das Naturverjüngungsmaterial aus dem Bayerischen Wald (WE/Zw) mit Symptomen der akuten Vergilbung tolerierte auf dem Walderdesubstrat Temperaturen bis -15°C . Für die geringere Frostresistenz auf den ungedüngten WE-Varianten im Winter 1986/87 scheint in erster Linie Stickstoffmangel verantwortlich zu sein. Dies wird an der reduzierten Frostresistenz der Fichten auf der CaMgK-Variante deutlich, die bis auf Stickstoff ausreichend mit Mineralstoffen versorgt waren (Abb. 39, Tab. 8).

Der Kaliummangel auf den zusätzlich mit Stickstoff gedüngten Versuchsflächen mit seinen der "akuten Vergilbung" entsprechenden Vergilbungssymptomen (WE+NO₃, WE+NH₄) hatte 1986 hingegen keinen erkennbaren Effekt auf die Frostresistenz, da sich die beiden Versuchsgruppen in der Frostresistenzentwicklung widersprüchlich verhielten (Abb. 39).

Entwicklung d. Frostresistenz Winter 1986/87

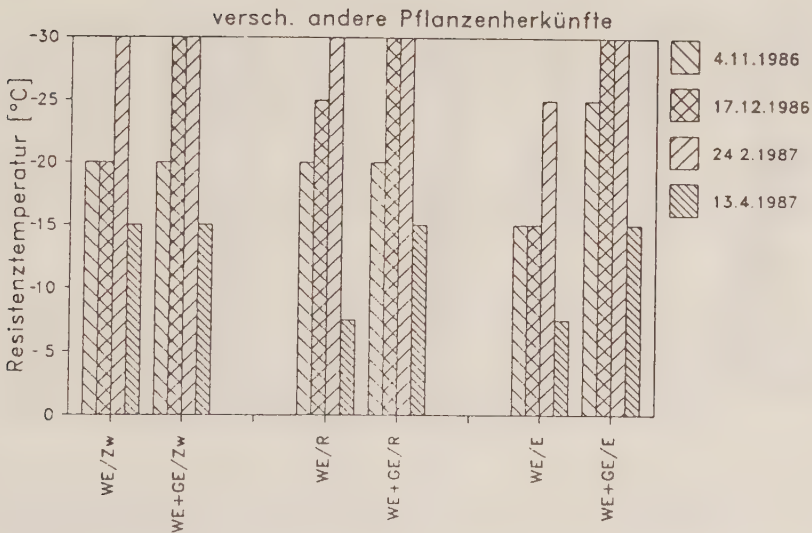
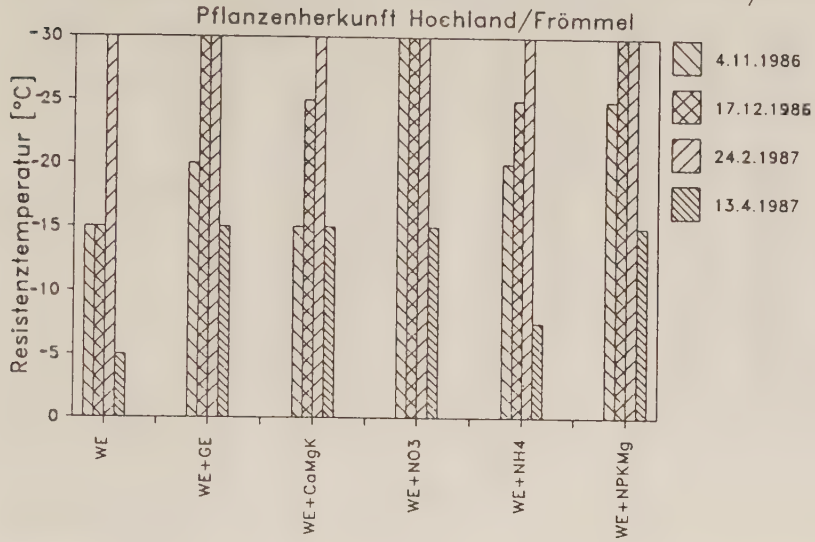
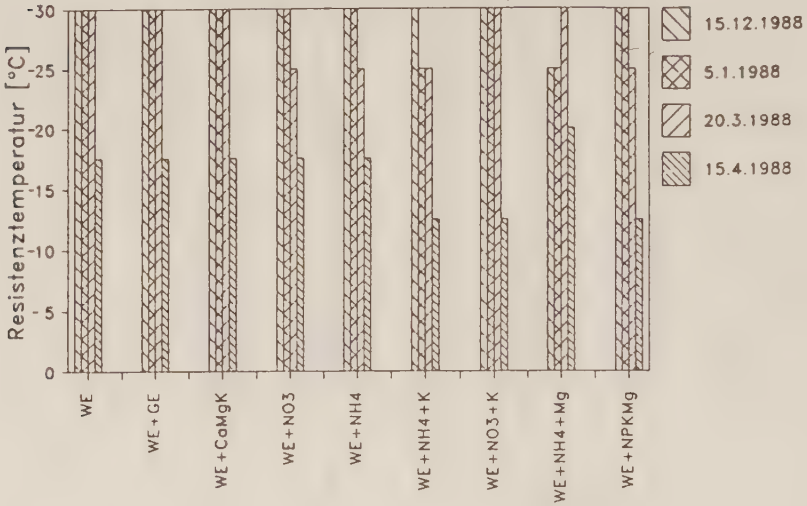


Abb. 39 Dynamik der Frostresistenz im Winter 1986/87.
Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Entwicklung d. Frostresistenz Winter 1987/88

Pflanzenherkunft Hochland/Frömmel



versch. andere Pflanzenherkünfte

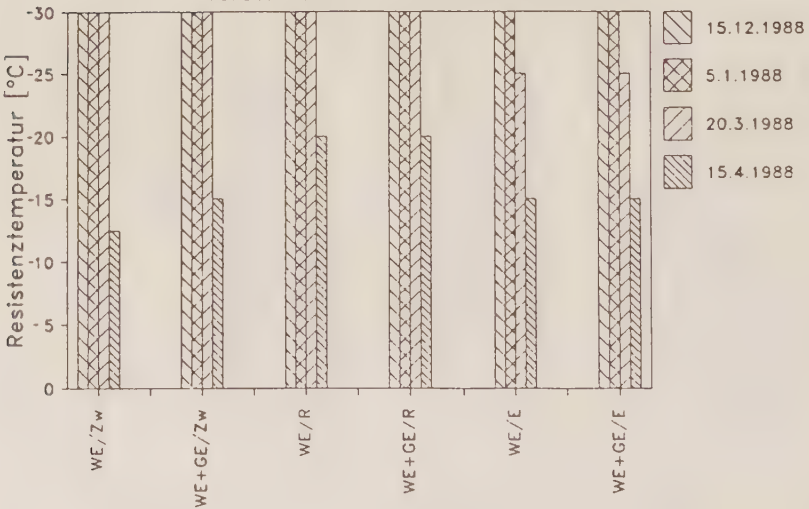


Abb. 40 Dynamik der Frostresistenz im Winter 1987/88.
Abkürzungen der Versuchsvarianten siehe Seite 8.

Im Winter 1987/88 wurde die Prüfung auf Frostresistenz erst Mitte Dezember begonnen. Aufgrund der niedrigeren Dezember-temperaturen (ca -20°C) als im Vorjahr (Abb. 38) und der 1987 erfolgten N-Nachdüngung konnte bereits Mitte Dezember bei allen Fichten eine Frostresistenz bis -30°C festgestellt werden (Abb. 40). In der Enthärtungsphase Mitte April ergaben sich keine deutlichen Unterschiede zwischen den Versuchsvarianten, insbesondere die WE-Fichten zeigten keine schnellere Aufgabe der Frostresistenz, wie im Vorjahr.

Auch im Winter 1987/88 konnten bei Kaliummangel ($\text{WE}+\text{NO}_3$, $\text{WE}+\text{NH}_4$; Kaliumgehalt ca 1.8-1.9 mg/g TG) und entsprechenden Vergilbungssymptomen keine Effekte auf die Frostresistenz gefunden werden, da bereits Mitte Dezember wie bei fast allen anderen Varianten Temperaturen bis -30°C toleriert wurden. Nur bei Fichten der $\text{WE}+\text{NH}_4+\text{Mg}$ -Variante, die den stärksten Kaliummangel (1-1.3 mg K/g TG) aufwiesen, lag die Frostresistenz Mitte Dezember bei -25°C und erhöhte sich erst in der 2. Märzdekade auf -30°C (Abb. 40).

Zusammenfassung

- Die Frostresistenz der Fichte scheint nicht generell durch schlechte Mineralstoffversorgung, sondern nur durch mineralstoffspezifischen Mangel (N,K) vermindert zu werden .
- Extremer Stickstoffmangel (ca 0.5 % N/g TG) verzögert die Frostresistenzentwicklung und führt zu einer vorzeitigen Resistenzaufgabe im Frühjahr.
- Kaliummangel in den Nadeln bis herab zu ca 1.8 mg/g TG hat keinen nachweisbaren Einfluß auf die Frosthärtung. Bei noch extremeren Kaliummangel (ca 1-1.3 mg K/g TG) konnte eine Verzögerung der Frostresistenzentwicklung gefunden werden.
- Die Erkrankung "akute Vergilbung" verursacht demnach keine Verminderung der Frostresistenz, wenn ein Kaliumgehalt ≥ 1.8 mg/g TG vorliegt.

3.4. Diskussion I

3.4.1. Bedeutung der Mineralstoffernährung für die Vitalität und Physiologie der Fichte

Die bei Mineralstoffmangel zu erwartenden Auswirkungen auf Zuwachs (Abb. 5), Pigmentgehalt (Abb. 12) und Photosyntheseleistung (Abb. 20-21, Abb. 22) traten im Containerversuch deutlich hervor. Der Mineralstoffmangel führte dabei in seinen extremen Ausprägungen zu verschiedenen Vergilbungssymptomen, die mineralstoffspezifisch waren, wie anhand des Stickstoff und Kaliummangels gezeigt wurde.

Dieser Sachverhalt allein würde ausreichen eine schwerwiegende physiologische Schädigung der Nadeln bei Nadelvergilbungen zu vermuten, und dem vor allem auch in der Waldschadensforschung gebrauchten Ansatz zu folgen, daß Nadelvergilbungen eine Vorstufe für eine irreversible Schädigung darstellen.

Dem stehen jedoch Beobachtungen aus dem Containerversuch und dem Freiland gegenüber, daß vergilbte Nadeln über mehrere Vegetationsperioden am Baum haften bleiben und spontan wiederergrünen können, so daß die Vergilbung nicht zwangsläufig einen Absterbevorgang anzeigt. Dies zeigen auch die erfolgreiche Revitalisierung "akut vergilbter" Fichten nach Gartenerdebeimischung im Containerversuch, und die zahlreichen erfolgreichen Düngungsversuche erkrankter Fichtenbestände (HÜTTL 1985b, ISERMANN 1985, 1987).

3.4.1.1. Pigmentgehalte und Pigmentzusammensetzung

Nach STOCKING und ONGIN (1962) und LARKUM (1968) ist ein Großteil der Mineralstoffe der Zelle in den Chloroplasten lokalisiert. Es erscheint daher naheliegend, daß Mineralstoffdefizite besonders Struktur und Funktion der Chloroplasten beeinflussen können, wie auch für verschiedene Mineralstoffe gezeigt wurde (VESK et al. 1966).

Sowohl bei N- als auch bei K-Mangel konnte die für den Mangel zahlreicher Mineralstoffe bekannte Verminderung des Chlorophyllgehalts festgestellt werden, welche über die Verminderung der Dichte photosynthetischer Einheiten pro Blattfläche oder

über funktionelle Störungen der Chloroplasten zu der vielfach beobachteten geringeren Photosynthesekapazität/Blattfläche führen könnte (MOORBY und BESFORD, 1983). Die veränderten Pigmentverhältnisse bei vergilbten Nadeln im Vergleich zu den gut ernährten grünen "Kontrollfichten" lassen auf Veränderungen der Pigment-Protein-Komplexe schließen, so daß sich die Frage nach der funktionellen Integrität der Pigment-Protein-Komplexe in den vergilbten Nadeln ergibt.

Der Pigmentgehalt und die Pigmentorganisation bei Coniferen variiert im Jahresgang (SENER et al. 1975, LEWANDOWSKA und JARVIS 1977, ÖQUIST et al. 1978, Grill et al. 1983, GRILL und PFEIFHOFER 1985), wobei die daraus "natürlicherweise" resultierenden Veränderungen der Pigmentverhältnisse z.B. durch morphologische und physiologische Umstrukturierungen der Chloroplasten bei der Schwachlicht/Starklichtadaptation (SENER und BAUER 1987, LICHTENTHALER et al. 1981, LICHTENTHALER 1983) oder bei dem reversiblen jahreszeitlich bedingtem Chloroplastenumbau im Winter verursacht werden (SENER et al. 1975). So liegt bei Starklichtpflanzen das Chl a/b-Verhältnis aufgrund der Verkleinerung der Pigmentantennen zugunsten der Reaktionszentren und dem Fehlen von Chlorophyll b in den Reaktionszentren (GLAZER und MELIS, 1987) höher als bei Schwachlichtpflanzen (LICHTENTHALER et al. 1981).

Die Verkleinerung der Pigmentantennen hat bei Sonnenblättern zudem auch eine Reduktion der Chlorophyll/Carotin-, Xanthophyll/Carotin- und Chlorophyll/Carotinoid-Verhältnisse zur Folge (LICHTENTHALER 1983, LICHTENTHALER und BUSCHMANN 1984).

Die sowohl in vergilbten als auch in grünen Nadeln des Containerversuchs etwa gleichen und relativ hohen Chl a/b-Verhältnisse zeigen (Abb. 19), daß die Strahlungsadaption an den Wuchsort nicht vom N- und K-Mangel beeinflusst wurde und die Nadeln im Containerversuch eine Sonnenblattcharakteristik besaßen, was auch dem vollen Lichtgenuß der Fichten auf dem Versuchsgelände entspricht.

Auch die durchschnittlich relativ niedrigen Chlorophyll-/Carotin-Verhältnisse des Containerversuchs mit 13.7 - 15.6 (1985-1987) unterstützen den Eindruck einer Sonnenblattcharakteristik der Fichtennadeln im Containerversuch, da bei schattenadaptierten Fichten dieses Verhältnis bei ca 20 liegt

(Nach Angaben aus LICHTENTHALER und BUSCHMANN 1984, LICHTENTHALER et al. 1985b). Der leichte Anstieg des Chlorophyll/Carotin-Verhältnisses mit steigendem Chlorophyllgehalt (Abb. 18) könnte auf einen ausgeprägtere Sonnenblattcharakteristik vergilbter Nadeln hinweisen.

Die wenigen vergleichenden Untersuchungen zur Pigmentzusammensetzung bei vergilbten Fichten mit unterschiedlichem Mineralstoffmangel lassen vermuten, daß die Pigmentveränderungen bei Vergilbung grundsätzlich gleich sind:

Sowohl bei Manganmangelchlorosen (Kreutzer 1970a) als auch bei Mg- und K-Mangelchlorosen (KANDLER et al. 1987) ergaben sich wie im Containerversuch für die Quotienten Chlorophyll/Carotin und Chlorophyll/Xanthophyll geringfügig niedrigere Verhältnisse, während der Quotient Xanthophyll/Carotin größer war als in den grünen Vergleichsfichten und die Chlorophyll a/b-Quotienten keine klare Tendenz zeigten. Auch LICHTENTHALER et al. (1985 a,b) fanden entsprechende Pigmentveränderungen in Waldschadensgebieten des Schwarzwaldes. LICHTENTHALER et al. (1985 a,b) führen diese allerdings auf eine durch Luftschadstoffe induzierte photooxidative Schädigung zurück, die durch eine erhöhte Photolabilität infolge von Mineralstoffmangel gefördert würde.

Durch den von KANDLER et al. (1987) durchgeführten Vergleich physiologischer Pigmentveränderungen bei Anpassungsvorgängen an Starklicht mit dem "unphysiologischem" Pigmentabbau bei unterschiedlich verursachter photooxidativer Pigmentbleichung erscheint eine direkte Verursachung der Vergilbung durch Luftschadstoffe allerdings als unwahrscheinlich: Für die Starklichtadaptation wurden Änderungen der Pigmentverhältnisse gefunden, die denen im Containerversuch entsprechen (vgl. auch HAGER 1957). Bei der unregulierten, also irreversiblen photooxidativen Pigmentzerstörung eilte hingegen die Carotinzerstörung der Chlorophyllzerstörung voraus, so daß es zu einer Erhöhung des Chlorophyll/Carotin-Quotienten kommt (vgl. Kap. 3.5.).

Gegen eine primäre photooxidative Schädigung der Nadeln bei Vergilbung spricht auch die Konstanz der Chlorophyllgehalte

vergilbter Nadeln bei mehrtägiger Starklichtbestrahlung mit 90-100 klx (FICHTL, 1985 unveröffentlicht).

Diese Ergebnisse unterstützen die Vermutung, daß bei Vergilbungen die durch Mineralstoffmangel verursacht werden, eine metabolisch regulierte Verschiebung der Pigmentverhältnisse erfolgt.

Es erscheint wahrscheinlich, daß bei Mineralstoffmangel der Schutzbedarf vor excessiver Strahlung erhöht ist, wenn durch Mineralstoffmangel die Membranstabilität verändert wird (KANDLER, 1985). Da den Carotinoiden in erster Linie eine Schutzfunktion für die Chlorophylle vor photooxidativer Zerstörung bei excessiver Strahlungsenergie zugeordnet wird (ANDERSON und ROBERTSON 1960, ROBERTSON et al. 1966, KRINSKY 1968) könnte eine Erhöhung des Carotinoidanteils diesen Bedarf befriedigen. Die größeren Carotin- (Abb. 18) und Xanthophyllanteile in vergilbten Nadeln könnten als Indiz dafür gewertet werden. Dann müßte gleichzeitig davon ausgegangen werden, daß bei durch Mineralstoffmangel verursachten Vergilbungen eine Umstrukturierung des Photosystems I und des Photosystems II erfolgt.

Die Struktur und Funktion der Pigment-Proteinkomplexe ermöglichen durchaus eine weitgehende Veränderung einzelner Komponenten. So sind die LHC-Komplexe nicht essentiell für die Funktion der Reaktionszentren (PETER und THORNER, 1988). Das Reaktionszentrum I ist auch bei eingeschränkter Chlorophyllbiosynthese mit erheblich reduzierten Chl a Anteilen noch voll funktionstüchtig (GLAZER und MELIS, 1987). Eindrucksvoll belegt wurde die Funktionstüchtigkeit "kleiner" photosynthetischer Einheiten schon von WILD und EGLE (1967, 1968) und WILD et al. (1971) bei der Untersuchung von "Aurea"-Varietäten und Chlorophyllmutanten, die trotz niedriger Chlorophyllgehalte bei hohen Carotinoidanteilen eine effizientere Photosynthese bezogen auf das Chlorophyll als die normal grünen Vergleichsobjekte hatten.

3.4.1.2. Photosynthese

Die funktionelle Integrität der Pigment-Protein-Komplexe in den vergilbten Nadeln des Containerversuchs wird auch durch die

Ergebnisse der Photosynthese- und Fluoreszenzmessungen bestätigt.

Bei Stickstoff- und Kaliummangel wurden zwar geringere Photosynthesekapazitäten bei der Verwendung des Trockengewichts als Bezugsgröße festgestellt, die jedoch nicht auf einer Schädigung des Photosyntheseapparates beruhten, sondern auf geringeren Chlorophyllgehalten infolge des Mineralstoffmangels. Dies ging im wesentlichen aus der engen Beziehung zwischen Photosynthese/Chlorophyllgehalt (Abb. 22), Chlorophyllgehalt/Mineralstoffgehalt (N,K), spez. Photosynthesekapazität/Chlorophyllgehalt (Abb. 23, 24) und den Fluoreszenzmessungen hervor. Insbesondere die hohen spez. Photosynthesekapazitäten zeigten bei vergilbten Fichten, daß unabhängig von der Vergilbungursache (N- oder K-Mangel) vergilbte Fichten unter optimalen Temperatur- und Strahlungsverhältnissen sowie CO₂-Sättigung die Strahlungsenergie durch die Pigment-Protein-Komplexe mindestens im gleichen Maße photochemisch nutzen, wie normal mit Mineralstoffen versorgte grüne Fichten des Containerversuchs.

In der Literatur finden sich keine einheitlichen Angaben zu dem Einfluß von Stickstoff- oder Kaliummangel auf die Photosyntheseraten. So konnten bei mildem Stickstoffmangel sowohl unbeeinflusste (BOUMA, 1970) als auch verminderte spez. Photosynthesekapazitäten gefunden werden (NATR, 1972). Speziell für die Fichte werden die Ergebnisse dieses Versuches aber durch Angaben in KELLER (1971) bestätigt. KELLER (1971) fand für Fichte eine lineare Beziehung zwischen Photosyntheserate und N-Gehalt bis zu einem Gehalt von 1,2 % N in der Nadel, während in diesem Versuch etwa ab 0.9-1 % N-Gehalt der Nadeln ein geringerer Anstieg der Photosynthesekapazität bei zunehmenden N-Gehalt der Nadeln erfolgte.

Die aus den Angaben von KELLER (1971) berechneten spez. Photosynthesekapazitäten ergaben bis zu dem minimal bestimmten Stickstoffgehalt von etwa 0.4 % keine niedrigeren spez. Photosynthesekapazitäten im Vergleich zu den ausreichend mit Stickstoff versorgten Fichten (1.2 % N).

KOZEL et al. (1983) fanden als Indiz für eine erhöhte Photosyntheseaktivität von Weizen bei Stickstoffmangel erhöhte Vitalitätsindices bei Fluoreszenzmessungen, ein Ergebnis, welches

auch im Containerversuch bei den Fluoreszenzmessungen im Versuchsjahr 1986 gefunden wurde.

Auch die Empfindlichkeit der Photosynthese für Kaliummangel wird in der Literatur unterschiedlich beurteilt (vgl. NATR 1972, BOUMA 1983, MOORBY und BESFORD 1983). Die Empfindlichkeit der Photosynthese auf ein Kaliumdefizit in der Pflanze scheint allerdings weniger groß als bei Stickstoff- oder Phosphatmangel zu sein.

Als Wirkungsmechanismus des Kaliummangels wird in erster Linie die Funktionseinschränkung der Kalium abhängigen Stomataregulation diskutiert, die zu erhöhten stomatären Widerständen führt (NATR 1972, PEOPLES und KOCH 1979). Kaliummangel könnte auch über die Protein- und Stärkesynthese und den Saccharoseexport die Photosynthese negativ beeinflussen (MARSCHNER, 1983). Ein Einfluß einer möglichen Schädigung der Spaltenregulation durch den Kaliummangel auf die Photosynthesekapazität ist in diesem Versuch aufgrund der genannten Applikation sättigender CO_2 -Konzentrationen nicht anzunehmen.

Direkt vergleichbare Beziehungen zwischen Kaliumgehalt und Photosynthesekapazität bzw. Grenzwerte für das Auftreten einer Schädigung des Photosyntheseapparates konnten in der Literatur nicht gefunden werden.

Aus diesem Grunde können die hohen spez. Photosynthesekapazitäten bei den vergilbten Fichten im Containerversuch dahingehend interpretiert werden, daß bis zu einem Kaliumgehalt von etwa 1.8 mg/g TG und einem Stickstoffgehalt von ca 0.5 % die mesophyllinternen photosynthesebezogenen Prozesse bei Bezug auf den Chlorophyllgehalt nicht eingeschränkt sind.

Die wenigen CO_2 -Gaswechsellmessungen an vergilbten Fichten und Kiefern mit Mg-Mangel in den Waldschadensgebieten zeigen ebenfalls eine enge Beziehung der Photosynthesekapazität zu dem im Mangelbereich vorliegendem Mineralstoff (KÜPPERS et al. 1985, LANGE et al. 1986a, LANGE et al. 1989).

Die in dieser Arbeit festgestellten hohen spez. Photosynthesekapazitäten für "akut vergilbte" Fichten können auch für "akut vergilbte" Fichten mit Mg-Mangel angenommen werden. So konnten für geschädigte Fichten (Schadklasse 3, mittlere Vergilbung, Magnesiummangel) für die spez. Photosynthesekapazität 35% -38 %

höhere CO_2 -Aufnahmen als bei den Kontrollfichten bestimmt werden, obwohl der Chlorophyllgehalt 25-36% niedriger lag (berechnet aus Angaben in Lichtenthaler, 1987). Diese Beobachtungen konnten auch für die Tanne gemacht werden.

Aufgrund dieser Berechnungen ist zu vermuten, daß bei der von K-Mangel begleiteten "akuten Vergilbung" und auch bei der von Mg-Mangel begleiteten "akuten Vergilbung" eine nährstoffbedingte Limitierung der Photosynthese, nicht aber eine direkte Schädigung des Photosyntheseapparates vorliegt.

Zur zusätzlichen Bestätigung dieses Ergebnisses wäre es sinnvoll die Lichtsättigung der Photosynthese und die Reaktionszentrenzahl "akut vergilbter" und grüner Fichten zu bestimmen. Bei einer ausgeprägteren Sonnblattcharakteristik und intaktem Photosyntheseapparat bei "akut vergilbten" Fichten wäre eine höhere Lichtsättigung als bei grünen Fichten zu erwarten, während die Photosynthesekapazität bezogen auf die Reaktionszentrenzahl gleich sein müßte.

3.4.1.3. Frostresistenz

Bei Abweichungen der mineralischen Ernährung vom Optimum ist auch eine Abschwächung der Frostresistenz zu erwarten (LARCHER und HÄCKEL, 1985). In dieser Arbeit wurde eine verminderte Frostresistenz besonders in Verbindung mit akutem Stickstoffmangel gefunden, eine Beobachtung die auch BOSCH et al. (1986) an Jungfichten mit akutem N-Mangel und latentem Mg-Mangel machen konnten. Stickstoffmangel, der eine Kohlenhydratanreicherung begünstigt, soll aber auch eine geringfügige Frostresistenzhöhung bewirken können (LARCHER und HÄCKEL, 1985). Dies konnte für die sehr niedrigen N-Gehalte (ca 0.5 %) dieses Versuches im Versuchsjahr 1986 nicht gefunden werden.

Neben der Stickstoffversorgung scheint vor allem die Kaliumversorgung für die Frostresistenzentwicklung wichtig zu sein (MENGEL 1979, LARCHER und HÄCKEL 1985). BOSCH und REHFUESS (1988) berichten von Frostschäden bei Fichte auf Kaliummangelstandorten und MENGEL (1979) berichtet von verschiedenen Untersuchungen, bei denen eine Kaliumdüngung die Frostschäden verminderte. Grenzwerte des Kaliumgehaltes, die eine Verminderung der Frostresistenz auslösen werden nicht angegeben und

sind auch nicht bekannt (REHFUESS pers. Mitteilung, ZECH pers. Mitteilung).

Trotz der sehr geringen Kaliumgehalte (ca 1.8-1.9 mg/g TG) und der damit verbundenen Vergilbung der Nadeln konnte in dem Containerversuch keine Verminderung der Frostresistenz im Vergleich zu den normal ernährten Versuchsfichten festgestellt werden. Erst bei einem Kaliumgehalt zwischen 1-1.3 mg/g Tg wurde eine Verzögerung der Frosthärtung festgestellt, so daß nach den Ergebnissen dieser Arbeit bei "akut vergilbten" Fichten keine Verminderung der Frostresistenz bei ausreichender Versorgung mit anderen Nährelementen oberhalb eines Kaliumgehaltes von 1.8 mg/g TG anzunehmen ist.

3.4.2. Bedeutung des Bodens für die Auslösung der Fichtenerkrankung "akute Vergilbung"

Die erfolgreiche Induktion und Reversion der "akuten Vergilbung" in diesem Containerversuch mit Erde aus dem Bayerischen Wald stellt folgende Schlußfolgerung zur Diskussion:

Auf der Beobachtungsfläche Ludwigsreuth (Bayerischer Wald) ist ein bodenbürtiger Mineralstoffmangel für das Schadbild "akute Vergilbung" verantwortlich.

Die Symptome der "akuten Vergilbung" werden bisher aufgrund des festgestellten Mg-Mangels denen einer Mg-Mangelchlorose gleichgesetzt (ZÖTTL 1985, BFWL 1986, BOSCH et al. 1983, ZECH und POPP 1983). Dies gilt auch für den Bayerischen Wald, insbesondere für den Untersuchungsort Dreissessel (Bosch et al. 1983, Bosch 1986) unweit der Untersuchungsfläche dieser Arbeit (Ludwigsreuth).

Das synchrone Auftreten und das Ausmaß der Vergilbungen an unterschiedlichen Orten mit unterschiedlichen edaphischen Bedingungen verursacht jedoch Schwierigkeiten, die Vergilbungen allein einem speziellen Mineralstoffmangel zuzuordnen (ZÖTTL 1985, BOSCH 1986). Aus diesem Grunde wird bisher eine Verbindung zu Luftschadstoffen, Witterungsereignissen und biotischen Komponenten hergestellt.

Die Ergebnisse dieses Containerversuchs zeigen jedoch, daß allein bodenbürtige Komponenten im Bayerischen Wald ausreichend sein können, um das Schadensbild der "akuten Vergilbung" zu induzieren: Die Pflanzung von gesundem Fichtenmaterial in die Erde einer Schadensfläche im Bayerischen Wald führte bei einer Pflanzung in München zu den der "akuten Vergilbung" entsprechenden Krankheitssymptomen. Bei der Pflanzung desselben Fichtenmaterials an dem Standort im Bayerischen Wald entwickelten sich ebenfalls Symptome der "akuten Vergilbung".

Die Ursache dieser experimentell induzierten Vergilbung liegt aber im Unterschied zu den bisherigen Ergebnissen aus dem Bayerischen Wald nicht in einem Magnesiummangel, sondern in einem kombinierten Kalium/Magnesiummangel.

Dies geht aus den Nährelementgehalten der Nadeln im erkrankten Bestand in Ludwigsreuth hervor (Tab. 20).

Der Vergleich mit den seit 1984 "akut vergilbten" ca 22-jährigen Fichten in Ludwigsreuth zeigt:

- In Ludwigsreuth liegt mit Kaliumgehalten zwischen 1.25 - 2.37 mg/g TG in vergilbten Nadeln ein ebenso ausgeprägter Kaliummangel vor wie im Containerversuch. Nur im Versuchsjahr 1986 (22.10.) war eine vorübergehende teilweise Wiederergrünung der Zweige des Probenbaumes mit einer Normalisierung der Kaliumgehalte verbunden.
- Die Stickstoff-, Phosphat-, Calcium-, Schwefelgehalte der Nadeln in Ludwigsreuth unterscheiden sich nicht gravierend von denen im Containerversuch.
- Die Mangan-, Zink- und Eisengehalte liegen in Ludwigsreuth niedriger als im Containerversuch, unterschreiten jedoch nicht die Grenzwerte zum Mangelbereich.
- Die Aluminiumgehalte liegen in Ludwigsreuth (247 - 371 µg/g TG) niedriger als bei vergilbten Fichten des Containerversuchs (336 - 961 µg/g TG) als .
- Drastisch niedriger liegen allerdings die Magnesiumgehalte in Ludwigsreuth (0.17 - 0.21 mg/g TG). Im Containerversuch wiesen die vergilbten Nadeln Mg-Gehalte 0.68 - 0.94 mg/g TG auf. Bei der Variante WE+NH₄+Mg wurden sogar 1.99 mg/g TG bestimmt.

Datum	NJO.	N	Hg	K	Ca	Mn	Zn	Fe	P	Al	S
		(%)	[mg/g TG]	[mg/g TG]	[mg/g TG]	[mg/g TG]	[µg/g TG]	[µg/g TG]	[mg/g TG]	[µg/g TG]	[mg/g TG]
13.2.1987	1986	-	.89	7.93	4.82	420	49	27	2.46	35	1.13
LN-grünes	1985	-	.88	5.94	8.66	598	50	34	1.98	49	1.04
Auge	1984	-	.90	5.55	12.87	864	61	37	1.91	67	.96
LV- "akut	1986	-	.47	2.47	2.30	237	14.8	27	1.63	101	.82
vergilbt"	1985	-	.17	1.97	5.04	356	15.7	29	1.20	-	.82
1984	-	-	.17	2.16	8.76	448	14.8	27	1.56	266	.85
22.10.1986	1986	1.3	.68	7.63	6.94	682	52	44	2.11	68	1.18
LN-grünes	1985	1.3	.77	5.84	12.00	877	73	49	2.19	74	1.18
Auge	1984	1.3	.73	6.42	11.88	807	65	48	2.41	89	1.14
LV- "akut	1986	1.1	.79	7.25	9.40	1749	77	47	1.79	168	1.18
vergilbt"	1985	1.1	.63	5.64	9.40	1791	94	54	1.45	247	1.26
1984	-	.96	.30	4.58	12.15	1726	56	46	1.13	273	1.07
12.5.1986	1985	-	.61	4.86	6.27	455	46	36	1.13	134	.91
LN-grünes	1984	-	.43	5.40	6.26	494	39	41	1.29	77	.77
Auge	1984	-	.35	4.90	6.42	518	34	37	1.21	102	.76
LV- "akut	1985	-	.32	1.77	4.00	352	23	36	1.12	169	.78
vergilbt"	1984	-	.20	1.89	5.28	363	22	41	1.10	244	.79
1984	-	.18	.237	5.64	358	22	45	1.10	1.10	284	.83
6.2.1985	1984	-	.76	7.49	3.93	397	18	37	2.42	74	1.22
LN-grünes	1983	1.4	.70	4.52	5.40	793	24	42	1.94	137	1.18
Auge	1982	1.4	.54	4.80	6.38	866	47	45	2.03	168	1.07
LV- "akut	1984	1.3	.56	2.54	3.76	333	26	47	1.75	151	1.28
vergilbt"	1983	1.1	.37	2.13	5.36	486	27	49	1.35	324	1.14
1982	-	.9	.41	2.02	7.00	618	38	57	1.39	105	1.18
26.11.1984	1984	-	.68	4.87	2.98	357	31	42	1.99	79	-
LN-grünes	1983	-	.54	4.17	6.07	600	31	50	1.86	105	-
Auge	1982	-	.50	3.82	6.70	596	26	55	1.75	123	-
LV- "akut	1984	-	.44	2.24	4.38	276	21	41	2.00	166	-
vergilbt"	1983	-	.21	1.25	5.61	361	16	50	1.47	264	-
1982	-	.21	1.39	6.63	475	22	54	54	1.57	371	-

Tab. 20 Nadelspiegelwerte des "akut vergilbten Fichtenbestandes" in Ludwigsreuth (Bayerischer Wald), dessen Boden als Substrat für den Containerversuch diente.
 LN = "grünes Auge" = nicht erkrankte Fichtengruppe innerhalb des Pflanzenbestandes auf einem ehemaligen Komposthaufen. LV = "akut vergilbt" Fichten. Im Herbst 1986 trat bei einigen Zweigen eine vorübergehende Wiedergrünung auf.

Die "akute Vergilbung" auf dem Standort Ludwigsreuth wird damit durch extrem niedrige Kalium- und Magnesiumgehalte verursacht, während im Containerversuch auf derselben Erde der Kaliummangel ausschlaggebend für die "akute Vergilbung" ist.

Diese Abweichung zum Containerversuch könnte auf folgende Ursachen zurückzuführen sein:

1. Im Containerversuch wurde intaktes Baumschulmaterial verwendet, das während der Aufzucht mit Magnesium gedüngt wurde und dadurch "stille Reserven" besaß. Dies gilt sicher für die Fichtenherkunft Hochland/Frömmel, die auch eine entsprechende Abnahme der Magnesiumgehalte auf der ungedüngten Walderde im Versuchsverlauf zeigt. Vermutlich würde sich über eine längere Versuchszeit auch ein Magnesiummangel mit Vergilbung einstellen.
2. In Ludwigsreuth handelt es sich um eine Dammaufforstung, auf der die Fichte sehr flach wurzelt, so daß eine vollständige Durchdringung des Mineralhorizontes nicht gegeben sein muß. Für die Verwendung der Erde im Containerversuch wurde hingegen die Streuauflage entfernt und der Mineralboden verwendet.
3. Der Fichtenbestand in Ludwigsreuth könnte ein ungünstigere Nadel-/Wurzelmasse-Verhältnis unter den dortigen Kulturbedingungen haben.

Die durch einen Kalium- und Magnesiummangel bedingte "akute Vergilbung" in Ludwigsreuth nimmt damit eine bisher nicht bekannte Sonderstellung für den Bayerischen Wald ein.

Die extrem niedrigen Kaliumwerte am Standort Ludwigsreuth sind sicherlich aus der Vorgeschichte des Fichtenbestandes mitzuerklären. Der erkrankte Fichtenbestand stockt auf einer vorübergehend landwirtschaftlich bewirtschafteten Fläche auf der eine spez. K-Auslaugung (z.B. bei Kartoffelanbau) bzw. Festlegung durch Kalkung anzunehmen ist. Darauf weisen auch die für den Bayerischen Wald relativ hohen Ca-Gehalte in den Nadeln hin (Tab. 20). Die frühere Bewirtschaftungsform konnte aber nicht ermittelt werden.

Diese Sonderstellung für den Bayerischen Wald schränkt die Übertragbarkeit der Ergebnisse auf andere Standorte jedoch nicht ein:

Im Alpenvorland ist eine ungenügende Kaliumernährung mit den entsprechenden Symptomen auf Kalk seit langem bekannt (BAULE und FRICKER, 1967). BOSCH (1986) berichtet von Vitalitätsverschlechterungen und einer der "akuten Vergilbung" sehr ähnlichen Vergilbung auf gering mit Luftschadstoffen belasteten Kalkstandorten, die mit extrem niedrigen Kaliumgehalten (1.1 - 2.7 mg/g TG) verbunden war. Auf ehemals landwirtschaftlich kultivierten Flächen war dieser Mangel besonders stark ausgeprägt. Für den Bayerischen Wald betont BOSCH (1986) zwar den ausgeprägten Magnesiummangel, im nordwestlichen Bayerischen Wald (Hoher Bogen) konnte er aber auch zusätzlich eine schwache Kaliumversorgung feststellen.

HÜTTL (1985a) stellte bei Untersuchungen in Südwestdeutschland ebenfalls überraschend eine mangelhafte Kaliumversorgung auf Jungmoränenstandorten fest, die nicht durch den bekannten K:Ca-Antagonismus erklärbar sind. In einem zeitlichen Vergleich der Kaliumversorgung der Nadeln von Fichten- und Tannenbeständen auf gleichartigen Standorten Anfang der 60-er Jahre und Anfang der 80-er Jahre in Süddeutschland wurde außerdem ein deutlicher Rückgang der Kaliumversorgung der Nadeln festgestellt (HÜTTL 1985a, HÜTTL und ZÖTTL 1985), der über den normalerweise auftretenden Schwankungen des Kaliums lag (EVERS, 1972).

Diese Untersuchungen an verschiedenen Standorten zeigen damit, daß das Krankheitssymptom der "akuten Vergilbung" ein deckungsgleiches Symptom eines Magnesium- oder Kaliummangels oder der Kombination von beiden sein kann. Die Gleichartigkeit des Krankheitsbildes, insbesondere auch das gleiche zeitliche Auftreten während des Knospenbruchs und Heranwachsens des jüngsten Nadeljahrganges deuten zudem auf die Gleichartigkeit der physiologischen Vorgänge beim "Vergilben" hin. Dies wird durch das Verhalten der ausgegrabenen "akut vergilbten" Fichten (WE/Zw) belegt, bei denen der Mg-Mangel unter Beibehaltung der Vergilbungssymptome auf dem Walderdesubstrat gegen einen Kaliummangel ausgetauscht wurde.

MIES und ZÖTTL (1985) stellten auf einem magnesiumarmen Standort im Südschwarzwald während der Vergilbung Veränderungen der Mineralstoffgehalte (vorallem auch Mg) fest, die sie auf Mobilisierungsprozesse zugunsten des Neuaustriebes bei unzureichendem Mineralstoffangebot zurückführten.

Auch die "akute Vergilbung" des Containerversuchs zeigte ein ähnliches Verhalten des im Mangelbereich vorliegenden Mineralstoffes (z.B. K^+ , Abb. 9). Die Gehalte der nicht im Mangelbereich befindlichen Mineralstoffe blieben entsprechend den Beobachtungen von MIES und ZÖTTL (1985) entweder konstant, zeigten den altersabhängigen Anstieg, oder oszillierten tendenzlos (Tab. 8-12). Fichten mit ausreichender Kaliumversorgung zeigten ein entsprechendes Verhalten. Damit ist auch bei Kaliummangel von regulativen Mobilisierungsprozessen auszugehen.

Die Auslösung dieser Vergilbungserscheinungen wird aber bisher nicht auf die bekannten Mobilisierungsvorgänge auf mineralstoffarmen Böden zurückgeführt, sondern zahlreiche Autoren sehen die Auslösung in einer direkten oder indirekten ("Leaching") Wirkung von Ozon. Gerade in der zeitweisen Parallelität des Auftretens der neuartigen Waldschäden mit einer Anstiegsphase der Ozonkonzentrationen (bis 1982, vgl. KANDLER 1988a) in den sonst "schadstoffarmen" Reinluftgebieten wird ein Indiz für die Beteiligung von Ozon an der Auslösung der Vergilbungserscheinungen gesehen (PRINZ et al., 1985).

Durch die Pflanzung im Raum München, mit der völlig unterschiedlichen Luftschadstoffbelastung und den geringen Ozonkonzentrationen (Tab. 1) im Vergleich zum Bayerischen Wald wird die schadensauslösende Rolle von Ozon aber in Frage gestellt. Prinzipiell könnten auch im Containerversuch direkte Luftschadstoffwirkungen z.B. durch SO_2 oder NO_x als Ursache für die Vergilbungen vermutet werden. Dagegen spricht jedoch die strikte Bindung der Symptome an den Kaliummangel und die niedrigen SO_2 -Konzentrationen (Tab. 1), die unterhalb der Grenzwerte für SO_2 liegen (Wentzel 1981). SO_2 -Schäden haben zudem keine Nadelvergilbung zur Folge (ZÖTTL, 1985 a). Auch Kombinationswirkungen von SO_2 und NO_x erscheinen als nicht wahrscheinlich, nachdem SAPPOK (1989) Pigmentbleichungen erst bei Konzentrationen im ppm-Bereich finden konnte.

Die Ergebnisse des Containerversuches ergaben ebenfalls keine Anhaltspunkte für die Auslösung der "akuten Vergilbung" durch biotische Krankheitserreger, da die Ausschaltung möglicher Krankheitserreger durch Hitzesterilisation oder Nematozidbehandlung der Pflanz Erde die "akute Vergilbung" der Containerfichten nicht verhinderte. Dieses "indirekte" Nachweisverfah-

ren biotischer Krankheitserreger schließt eine biotische Verursachung der "akuten Vergilbung" aber nur bei dem Baumschulmaterial des Containerversuches aus. Für die "akut vergilbten" Fichtenbestände in den Waldschadensgebieten erscheint eine Beteiligung pathogener Organismen an der Auslösung der "akuten Vergilbung" weiterhin möglich, da die Verteilung der Schäden und die Dynamik der Krankheitsentwicklung nicht mit den Vorstellungen über die räumliche und zeitliche Nährstoffdynamik des Bodens in Einklang zu bringen sind (KANDLER, 1985).

Im Containerversuch ist auch eine maßgebliche Beteiligung von Leachingprozessen an der Auslösung der "akuten Vergilbung" unwahrscheinlich, da nur Kalium eine Konzentrationsabnahme zeigte, während andere leicht mobile Mineralstoffe das bekannte altersabhängige Verhalten aufwiesen.

Erhöhte Verluste der leicht auswaschbaren Elemente K, Ca, Mg, Mn (TUKEY, 1970) durch ozonbedingtes Leaching oder saurer Beregnung konnte zwar verschiedentlich experimentell festgestellt werden (PRINZ et al. 1985, BOSCH 1986, KREUTZER und BITTERSÖHL 1986), es konnten bisher aber keine damit verbundenen Änderungen der Mineralstoffgehalte gefunden werden.

Diese Ergebnisse deuten daraufhin, daß in der Regel die Aufnahmekinetik für die verschiedenen Mineralstoffe ausreicht um die Mineralstoffverluste durch Leaching wieder auszugleichen. Gezielte Untersuchungen dieses Themenkreises bei vergilbten Fichten sind aber nicht bekannt.

Diskutiert wird auch ein Zusammenhang zwischen der erhöhten Freisetzung von monomeren toxischen Aluminiumionen (ULRICH, 1984) und der Auslösung dieser neuartigen Waldschäden. Im Containerversuch zeigten aber die relativ hohen Aluminiumgehalte keine Beziehung zu den Vergilbungen. SCHULZE et al. (1985) fanden auf einem Hochlagenstandort im Fichtelgebirge in dem gesunden Kontrollbestand höhere Aluminiumkonzentrationen in den Wurzeln als in dem vergilbten Fichtenbestand.

Aus diesen Gründen muß den Schlußfolgerungen des BFWL (1986) gefolgt werden, daß es für die Beteiligung von Aluminium an der Auslösung der "akuten Vergilbung" bei der nach ABRAHAMSON (1983) ohnehin relativ Al-toleranten Fichte mit Ausnahme von Laboruntersuchungen keine Hinweise gibt.

3.5. Einfluß hoher Ozonkonzentrationen auf Fichten mit unterschiedlicher Mineralstoffversorgung

Die Ozonhypothese wurde insofern erweitert, als episodischen Ozonspitzenkonzentrationen (GUDERIAN 1986, SEUFERT und ARNDT 1983, REHFUESS und BOSCH 1986) + einer Mineralstoffunterversorgung eine schadensauslösende bzw. schadensbegleitende Rolle beigemessen wird (PRINZ et al., 1985). In diesem Versuchsteil wurde der Einfluß eines bodenbürtigen Kaliummangels auf die Sensibilität der Fichte gegenüber extremen Ozonkonzentrationen untersucht.

3.5.1. Mineralstoffversorgung der Versuchspflanzen

Für die Untersuchung der Ozonempfindlichkeit unterschiedlich ernährter Fichten wurden 2 Versuchsgruppen mit unterschiedlicher Nährstoffversorgung und visueller Vitalität aus dem Containerversuch gebildet (vgl. Kap. 2.2.1.):

Gruppe I umfasste alle normal mit Mineralstoffen versorgten Fichten (WE+GE, WE+NPKMg, WE+NO₃+K, WE+NH₄+K), die keinerlei erkennbare Vergilbungssymptome oder Vitalitätseinbußen zeigten (Tab. 21).

Gruppe II umfasste alle Fichten die durch eine Vergilbung diesjähriger oder vorjähriger Nadeln und durch Kaliummangel gekennzeichnet waren (WE, WE+NO₃, WE+NH₄, WE+NH₄+Mg, Tab. 21).

3.5.2. Visuelle Schadenssymptome nach O₃-Begasung

Nach 43 Begasungstagen mit stufenweise ansteigenden Ozonkonzentrationen von 225 ppb*m⁻³ über 600 ppb*m⁻³ bis 1000 ppb*m⁻³ und einer Gesamtdosis von 27.6 ppm*Tag (vgl. Kap.2.2.) konnten an den Fichten der Gruppe I keine sichtbaren Veränderungen der Nadeln festgestellt werden. Fichten mit unzureichender Kaliumversorgung (Gruppe II) zeigten vereinzelt bei diesjährigen Nadeln kleine rote bis rotbraune oder schwarze Querstreifen (Foto 5). Diese Symptome stimmten nicht mit dem im Frühjahr 1986 hervorgerufenen Ozonschäden bei abgeschnittenem Zweigmaterial überein, die im Frühstadium durch Marmorierungen und später vor

Element	Gruppe I, ausreichende Mineralstoffversorgung		Gruppe II, Kaliummangel und Vergilbung	
	Diesjährige Nadeln	Vorjährige Nadeln	Diesjährige Nadeln	Vorjährige Nadeln
N [mg/g TG]	11.1 ± 1.4	9.7 ± 0.8	12.2 ± 1.1	10.5 ± 1.0
K [mg/g TG]	8.8 ± 2.4	7.6 ± 1.8	2.0 ± 0.4	2.1 ± 0.6
Mg [mg/g TG]	0.98 ± 0.18	0.8 ± 0.25	0.9 ± 0.16	1 ± 0.3
Ca [mg/g TG]	4.5 ± 1	7.7 ± 3	2.95 ± 1	6.4 ± 1.5
P [mg/g TG]	2.5 ± 0.2	2.3 ± 0.4	2.2 ± 0.3	2.3 ± 0.4
Mn [µg/g TG]	740 ± 481	1093 ± 763	798 ± 280	1401 ± 606
Zn [µg/g TG]	63.2 ± 10.5	81 ± 56	20 ± 7	23 ± 11
Fe [µg/gTG]	62.5 ± 8	78 ± 11	67 ± 22	95 ± 20

Tab. 21 Durchschnittsgehalte verschiedener Mineralstoffe diesjähriger und vorjähriger Nadeln (Aus HÖPKER et al., 1989).

allem durch großflächige Verbräunungen gekennzeichnet waren (SENSER et al. 1987).

3.5.2. Pigmente nach Ozonbegasung

Zum Nachweis von Begasungseffekten auf die Pigmentzusammensetzung wurde die Verteilung der Meßwerte im zeitlichen Versuchsverlauf innerhalb einer begasten Versuchsgruppe und außerdem mit den jeweiligen unbegasten Kontrollpflanzen der entsprechenden Gruppe verglichen. Die Unterschiede wurden mit einem zweiseitigem T-Test statistisch auf ihre Signifikanz untersucht.

Eine 7 tägige Ozonbegasung mit 225 ppb Ozon hatte weder in der Gruppe I noch in der Gruppe II signifikante Effekte auf den Chlorophyllgehalt des diesjährigen und vorjährigen Nadeljahrganges (Tab. 22). Dieses Ergebnis bestätigt die visuelle Begutachtung, die keine Nadelschädigung zu diesem Zeitpunkt ergab.

Nach 43 tägiger Ozonbegasung mit einer Gesamtdosis von 27.6 ppm*Tage wurden signifikante Veränderungen der Pigmentgehalte innerhalb der begasten Versuchsgruppen, aber auch in den unbegasten Kontrollgruppen festgestellt:

1. Bei diesjährigen Nadeln mit einer ausreichenden Mineralstoffversorgung (Gruppe I) konnte bei 43 tägiger Ozonbegasung eine durchschnittliche Chlorophyllabnahme um 26.7 % von 1.42 ± 0.17 mg/g TG auf 1.04 ± 0.3 mg/g TG ermittelt werden (Abb. 41, Tab. 22). Diese Chlorophyllabnahme ist aber nicht auf einen Ozoneffekt zurückzuführen, da gleichzeitig auch die Chlorophyllgehalte der unbegasten Kontrollpflanzen um durchschnittlich -34.5 % abnahmen (Abb. 41, Tab. 22).

Auch für die diesjährigen Nadeln der Fichten mit Kaliummangel (Gruppe II) war überraschenderweise keine Chlorophyllabnahme im Vergleich zu den Kontrollen feststellbar (Abb. 41, Tab. 22), obwohl die Nadeln vereinzelt eine feine rötlich/braune Bänderung als möglichen Ozonschaden aufwiesen. Das Carotin/Chlorophyll-Verhältnis der Nadeln zeigte unabhängig von der Mineralstoffversorgung nach 43 tägiger Begasung bei den diesjährigen Nadeln keine signifikanten Veränderungen (Tab. 22). Das Chlorophyll/Carotin-Verhältnis war mit 19.49 ± 3.88 bei normal (Gruppe I) und 13.60 ± 3.33 bei Fichten mit Kaliummangel (Gruppe II) nicht signifikant unterschiedlich zu den Kontrollpflanzen 17.07 ± 1.28 (Gruppe I) bzw. 13.42 ± 5.18 (Gruppe II, Tab. 22). Auch für die Xanthophylle konnten keine ozonbedingten Änderungen festgestellt werden, da die Abnahme des Chlorophyll/Xanthophyll-Verhältnisses in beiden Versuchsgruppen (Gruppe I -27.4 %, Gruppe II -31.7 %) und die Zunahme des Xanthophyll/ β -Carotin-Verhältnisses (Gruppe I +67.2 %, Gruppe II +30.4 %) von einer gleichgerichteten Änderung bei den unbegasten Kontrollfichten begleitet wurde (Tab. 22).

2. Die vorjährigen Nadeln zeigten nach Ozonbegasung ebenfalls

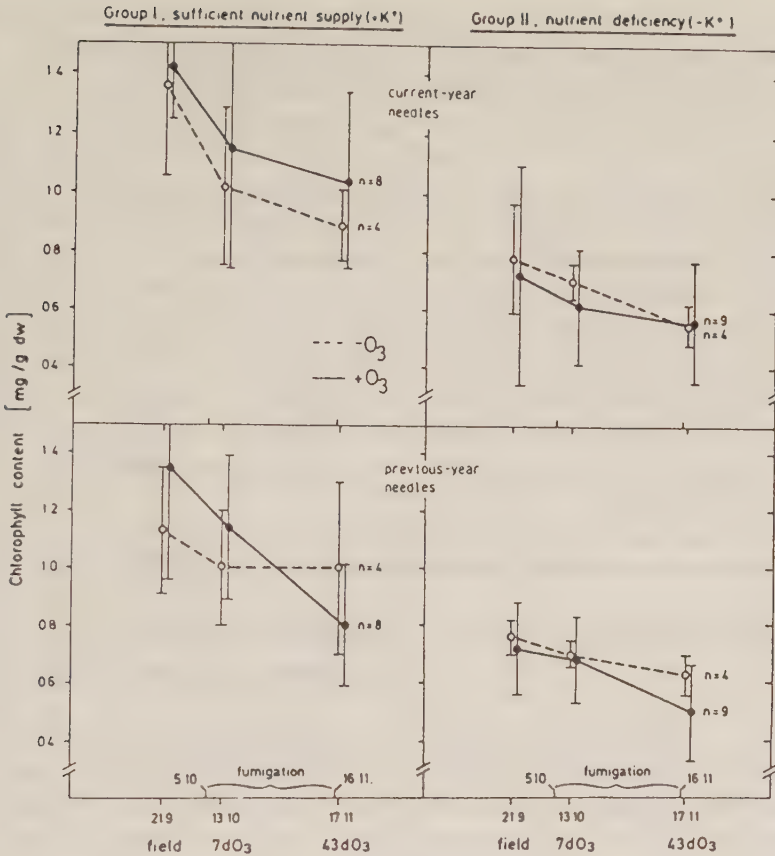


Abb. 41 Chlorophyllgehaltsänderungen nach Ozonbegasung dies- und vorjähriger Nadeln ausreichend (Gruppe I) und mangelhaft mit Kalium versorgter Fichten (Gruppe II) des Container-versuches (Abb. aus HÖPKER et al. 1989).

eine Chlorophyllabnahme im Versuchsverlauf, die sowohl bei ausreichender Mineralstoffversorgung (Gruppe I -40.74 %), als auch bei Kaliummangel und Vergilbung (Gruppe II -30.5%) deutlicher als bei den diesjährigen Nadeln auftrat. Die Unterschiede zu den Kontrollen sind aber ebenfalls nicht signifikant.

Auch für die vorjährigen Nadeln konnten keine signifikanten Änderungen des Chlorophyll/ β -Carotin-Verhältnisses bei beiden Versuchsgruppen festgestellt werden, die eine Ozonschädigung

Diesjährige Nadeln		Gruppe I unbegaste Kontrolle ausreichende Mineralstoffversorgung						Gruppe II unbegaste Kontrolle K-Mangel und Vergilbung						Gruppe I O3-begaste Pflanzen ausreichende Mineralstoffversorgung						Gruppe II O3-begaste Pflanzen K-Mangel und Vergilbung						
Parameter	Termin	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S
Chlorophyll (mg/g TC)	v. Begasung (21.9.)	4	1.36	.3	1.4	-	3	.78	.19	.67	-	8	1.42	.17	1.42	-	9	.72	.38	.58	-	9	.61	.2	.59	-
	n. 7 Tagen O3	4	1.02	.27	.91	-	4	.7	.06	.68	-	8	1.15	.41	1.05	-	9	.56	.21	.45	-	9	.56	.21	.45	-
	n. 43 Tagen O3	4	.89	.12	.9	*	4	.55	.07	.57	*	8	1.04	.3	1.05	**	9					9				
Chlorophyll/ β-Carotin	v. Begasung (21.9.)	4	17.41	1.81	17.12	-	3	12.27	2.1	13.28	-	8	16.23	1.66	16.33	-	9	15.23	2.39	16	-	9	11.32	1.31	11.44	**
	n. 7 Tagen O3	4	16.02	1.13	16.04	-	4	14.7	4.03	13.55	-	8	17.23	5.51	15.25	-	9	13.6	3.83	13.64	-	9	13.6	3.83	13.64	-
	n. 43 Tagen O3	4	17.07	1.28	16.53	-	4	13.42	5.18	11.48	-	8	19.49	3.88	18.44	-	9					9				
Chlorophyll/ Xanthophyll	v. Begasung (21.9.)	4	5.81	.51	5.62	-	3	4.91	1.16	5.15	-	8	6.13	.78	5.94	-	9	5.11	.6	5.31	-	9	5.11	.6	5.31	-
	n. 7 Tagen O3	4	5.69	1.1	5.65	-	4	4.07	.56	3.98	-	8	4.96	1.12	4.58	*	9	4.04	.63	4.15	*	9	4.04	.63	4.15	*
	n. 43 Tagen O3	4	4.5	.81	4.4	*	4	3.12	.28	3	*	8	4.45	1.17	4.2	**	9	3.49	.69	3.5	*	9	3.49	.69	3.5	*
Xanthophyll/ β-Carotin	v. Begasung (21.9.)	4	2.99	.15	3.05	-	3	2.63	.98	2.23	-	8	2.69	.73	2.74	-	9	2.99	.47	3.12	-	9	2.99	.47	3.12	-
	n. 7 Tagen O3	4	2.87	.43	2.83	-	4	3.57	.59	3.62	-	8	3.6	1.18	3.46	-	9	3.41	2.03	2.98	-	9	3.41	2.03	2.98	-
	n. 43 Tagen O3	4	3.84	.45	3.77	**	4	4.33	1.84	3.47	-	8	4.5	.83	4.42	*	9	3.9	.78	3.75	-	9	3.9	.78	3.75	-
Vorjährige Nadeln																										
Parameter	Termin	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S
Chlorophyll (mg/g TC)	v. Begasung (21.9.)	4	1.13	.22	1.15	-	3	.76	.06	.75	-	8	1.35	.39	1.39	-	9	.72	.36	.73	-	9	.72	.36	.73	-
	n. 7 Tagen O3	4	1	.2	.99	-	4	.7	.04	.69	-	8	1.14	.25	1.24	-	9	.68	.15	.64	-	9	.68	.15	.64	-
	n. 43 Tagen O3	4	1.01	.3	.97	-	4	.63	.07	.64	-	8	.8	.21	.82	**	9	.5	.17	.46	**	9	.5	.17	.46	**
Chlorophyll/ β-Carotin	v. Begasung (21.9.)	4	15.31	1.37	14.78	-	3	14.16	8.13	13.22	-	8	16.64	2.81	15.46	-	9	12.53	1.2	12.55	-	9	12.53	1.2	12.55	-
	n. 7 Tagen O3	4	14.5	2.78	13.94	-	4	13.04	1.49	12.87	-	8	18.41	2.14	18.22	-	9	12.48	2.34	12.88	-	9	12.48	2.34	12.88	-
	n. 43 Tagen O3	4	14.62	3.26	13.3	-	4	13.05	2.28	13.81	-	8	15.95	1.86	15.4	-	9	13.64	2.35	14.06	-	9	13.64	2.35	14.06	-
Chlorophyll/ Xanthophyll	v. Begasung (21.9.)	4	5.55	.57	5.31	-	3	5.94	.83	5.83	-	8	5.84	.87	5.65	-	9	5.69	.54	5.42	-	9	5.69	.54	5.42	-
	n. 7 Tagen O3	4	4.7	.2	4.67	**	4	4.46	.41	4.55	**	8	5.45	.65	5.44	-	9	4.3	.57	4.3	**	9	4.3	.57	4.3	**
	n. 43 Tagen O3	4	5.53	2.02	4.91	-	4	4.59	.83	4.63	*	8	3.98	.7	4.03	o	9	3.89	.83	3.95	**	9	3.89	.83	3.95	**
Xanthophyll/ β-Carotin	v. Begasung (21.9.)	4	2.75	.08	2.72	-	3	2.48	1.7	1.93	-	8	2.89	.6	2.72	-	9	2.2	.18	2.23	-	9	2.2	.18	2.23	-
	n. 7 Tagen O3	4	3.07	.53	2.91	-	4	2.92	.16	2.96	-	8	3.43	.65	3.5	-	9	2.9	.44	2.73	**	9	2.9	.44	2.73	**
	n. 43 Tagen O3	4	2.74	.5	2.61	-	4	2.9	.74	2.63	-	8	4.09	.66	4.19	oo	9	3.61	.81	3.53	**	9	3.61	.81	3.53	**

Tab. 22 Veränderungen der Pigmentzusammensetzung nach 7 Tagen und 43 Tagen Ozonbegasung.

n = Probenanzahl, x = Mittelwert, σ = Standardabweichung, M = Median, S = Signifikanz zu den Werten vor Begasungsbeginn, - = keine signifikanten Unterschiede innerhalb der Gruppe.
Signifikanz der zeitlichen Änderungen innerhalb einer Gruppe ** = $P < 0.01$, * = $P < 0.05$. Signifikanz des Begasungseffektes gegenüber den unbegasten Kontrollen oo = $P < 0.05$.

bestätigen würden. Das Chlorophyll/ β -Carotin-Verhältnis lag in der gleichen Größenordnung wie bei den diesjährigen Nadeln (Tab. 22). Das Chlorophyll/Xanthophyll Verhältnis nahm signifikant um -31.8 % (Gruppe I) bzw. -31.6 % (Gruppe II) ab, während das Xanthophyll/Carotin Verhältnis um +41.5 % (Gruppe I) bzw. +64.0 % (Gruppe II) analog zu den diesjährigen Nadeln anstieg (Tab. 22). Doch nur in der Gruppe I führten diese Veränderungen auch zu signifikanten Unterschieden zu den Kontrollpflanzen, die überwiegend keine signifikanten Veränderungen dieser Verhältnisse nach 43 Einkammerungstagen aufwiesen (Tab. 22).

Diesen Ergebnissen zufolge ist eine ozonbedingte Veränderung der Pigmentgehalte in den diesjährigen und vorjährigen Nadeln nicht anzunehmen.

3.5.3. Photosynthese nach Ozonbegasung

3.5.3.1. Photosynthesekapazität und spezifische Photosynthesekapazität nach Ozonbegasung

Die Photosynthesekapazität diesjähriger Nadeln mit ausreichender Mineralstoffversorgung (Gruppe I) wies nach 7 tägiger Begasung einen Anstieg der CO_2 -Aufnahme sowohl bei den begasten Versuchspflanzen (+17.8 %), als auch bei den Kontrollpflanzen dieser Gruppe auf (+ 35.2%, Abb. 42, Tab. 23). Dieser Anstieg ist nicht auf einen "positiven" Ozoneffekt zurückzuführen, sondern vermutlich auf die bereits in Kap. 2.3.4. erwähnten ungewöhnlichen Temperaturverhältnisse, die bei den Messungen vor Begasungsbeginn für einzelne Fichten herrschten. Als Vergleichswerte sollten deswegen für die Gruppe I die Ergebnisse nach 7 tägiger Begasung (13.10.) verwendet werden.

Nach 43 Begasungstagen lag die Photosynthesekapazität -29.7 % ($59.8 \pm 11.79 \text{ nmol CO}_2/\text{g TG}\cdot\text{s}$) niedriger, unterschied sich jedoch nur schwach signifikant ($P < 10\%$) von der Kontrollgruppe ($69.69 \pm 9.68 \text{ nmol CO}_2/\text{g TG}\cdot\text{s}$), so daß ein Ozoneffekt auf diesjährige Nadeln dieser Gruppe zunächst ausgeschlossen werden muß (Abb. 42). Vielmehr scheint die Abnahme der Photosynthesekapazität durch die zuvor beschriebene Chlorophyllabnahme mitbedingt zu sein.

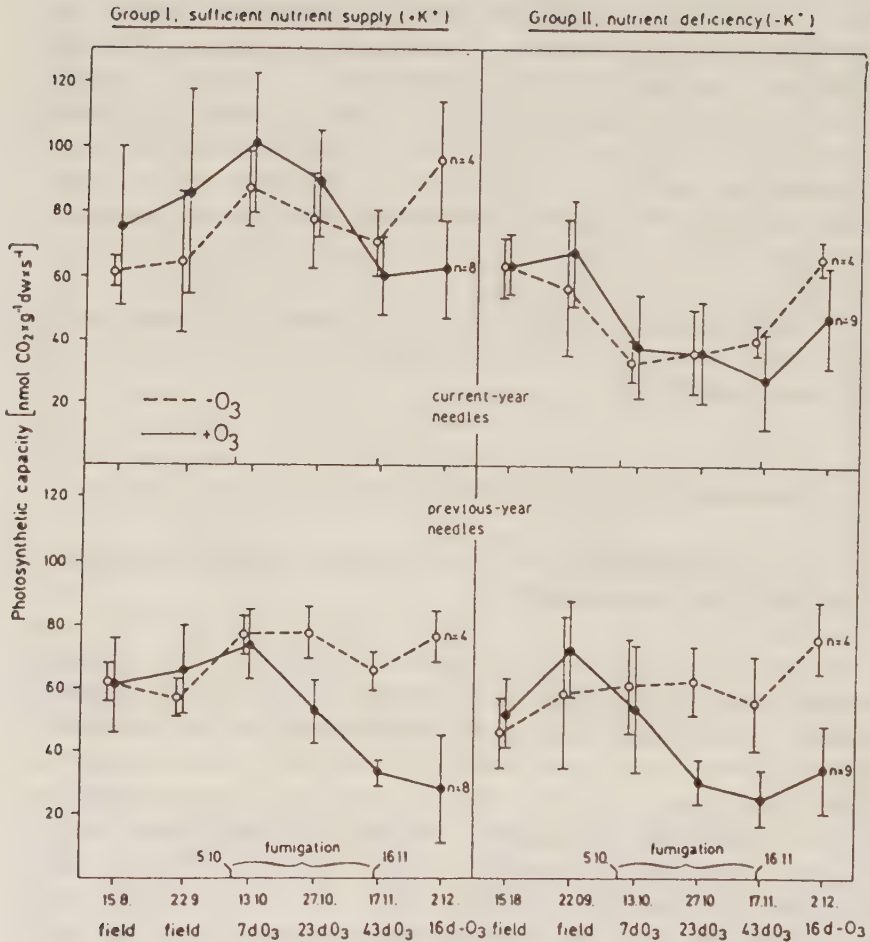


Abb. 42 Effekte der Ozonbegasung auf die Photosynthesekapazität dies- und vorjähriger Nadeln ausreichend (Gruppe I) und mangelhaft mit Kalium versorgter Fichten (Gruppe II) des Containerversuches (Abb. aus HÖPKER et al. 1989).

Fichten mit Kaliummangel (Gruppe II) wiesen im diesjährigen Nadeljahrgang bereits nach 7 tägiger Einkammerung sowohl bei

den ozonbegasten Versuchspflanzen (-43%) als auch bei den Kontrollpflanzen (-47.7%) einen Rückgang der Photosynthesekapazität auf, so daß auch hier kein Ozoneffekt vorzuliegen scheint.

Die Photosynthese des **vorjährigen Nadeljahrganges** erwies sich hingegen bei beiden Versuchsgruppen empfindlich gegenüber Ozon, wie der Verlauf der Photosynthesekapazität über den Begasungszeitraum zeigt (Abb. 42, Tab. 23). Nach 43 Begasungstagen nahmen ausreichend mineralstoffversorgte Nadeln der Gruppe I nur noch 51 % (bez. auf vor Beginn der Begasung), bzw. 45.5 % (bez. auf 7 Tage nach der Begasung) der CO_2 -Mengen auf, und zeigten damit hochsignifikante Unterschiede zu den Kontrollpflanzen ($P < 0.01$, Tab. 23).

Bei den **vorjährigen Nadeln** wurde zudem ein Effekt des Mineralstoffmangels auf die Empfindlichkeit der Photosynthese gegenüber Ozon sichtbar; die Photosynthesekapazität der Gruppe II nahm um -66% ab, während die Photosynthese der entsprechenden Kontrollpflanzen auf einem unverändertem Niveau blieben (Abb. 42, Tab. 23).

Demnach müßte eine hohe Resistenz des CO_2 -Gaswechsels diesjähriger Nadeln gegenüber hohen Ozonkonzentrationen festgestellt werden, während vorjährige Nadeln eine deutliche Empfindlichkeit gegenüber Ozon zeigen.

Die Berechnung der spez. Photosynthesekapazität, d.h. den Ausnutzungsgrad des vorhandenen Chlorophylls für die Photosynthese, ergab jedoch auch signifikante Ozoneffekte auf die diesjährigen Nadeln. Während sich bei den Kontrollpflanzen die spez. Photosynthesekapazität bei beiden Versuchsgruppen nach 43 Tagen Einkammerung nicht signifikant änderten (Tab. 23), ergab sich bei den ausreichend mineralstoffversorgten Fichten eine signifikante Abnahme um -35.8% ($92.31 \pm 22.79 \text{ nmol CO}_2/\text{mg Chl} \cdot \text{s}$ auf $59.24 \pm 12.88 \text{ nmol CO}_2/\text{mg Chl} \cdot \text{s}$, bezogen auf die Werte n. 7-tägiger Begasung), bei den mineralstoffunterversorgten Fichten sogar um -57.2 % ($106.85 \pm 40.54 \text{ nmol CO}_2/\text{mg Chl} \cdot \text{s}$ auf $45.78 \pm 12.13 \text{ nmol CO}_2/\text{mg Chl} \cdot \text{s}$, Tab. 23).

Bei den vorjährigen Nadeln trat dieser Effekt ebenfalls auf.

Diesjährige Nadeln	Gruppe I unbegaste Kontrolle ausreichende Mineralstoffversorgung							Gruppe II unbegaste Kontrolle K-Mangel und Verpflügung							Gruppe I O3-begaste Pflanzen ausreichende Mineralstoffversorgung							Gruppe II O3-begaste Pflanzen K-Mangel und Verpflügung						
	Parameter	Termin	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	
Photosynthese- kapazität	n. 7 Tagen O3	v. Begasung (21.9.)	4	63.56	21.78	61.31	-	3	62.68	23.66	70.42	-	8	85.08	31.12	83.21	-	8	67.52	16.19	68.59	-	8	67.52	16.19	68.59	-	
		n. 7 Tagen O3	4	85.94	11.51	91.27	-	4	32.86	6.6	33.79	*	8	100.24	21.88	100.0	-	9	38.42	16.41	38.33	aa	9	38.42	16.41	38.33	aa	
		n. 43 Tagen O3	4	69.69	9.68	69.89	-	4	39.58	5.05	38.96	-	8	59.8	11.79	62.81	*	9	27.55	15.13	21.9	aa	9	27.55	15.13	21.9	aa	
spez. Photo- synthesekapa- zität	n. 7 Tagen O3	v. Begasung (21.9.)	4	49.45	20.97	51.46	-	3	74.64	39.06	61.34	-	8	60.14	23.17	59.23	-	8	106.85	40.75	95.88	-	8	106.85	40.75	95.88	-	
		n. 7 Tagen O3	4	86.52	18.43	89.88	aa	4	47.14	11.62	51.6	-	8	92.31	22.79	91.14	*	9	61.97	16.09	59.09	aa	9	61.97	16.09	59.09	aa	
		n. 43 Tagen O3	4	78.21	11.82	76.68	-	4	72.4	15.52	72.83	-	8	59.24	12.88	55.26	-	9	45.78	12.13	44.59	aa	9	45.78	12.13	44.59	aa	
Vorjährige Nadeln	Parameter	Termin	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	
		Photosynthese- kapazität	4	76.28	40.12	59.66	-	3	59.31	24.11	59.98	-	8	64.71	14.4	68.46	-	8	72.07	14.85	68.09	-	8	72.07	14.85	68.09	-	
		n. 7 Tagen O3	4	93.58	35.3	79.16	-	4	59.11	15.54	62.16	-	8	72.96	11.47	73.17	-	9	53.12	19.37	45.86	*	9	53.12	19.37	45.86	*	
spez. Photo- synthesekapa- zität	n. 43 Tagen O3	v. Begasung (21.9.)	4	65.15	5.63	64.32	-	4	55.03	15.72	57.16	-	8	33.22	3.96	33.24	aa	9	23.89	7.87	22.01	aa	9	23.89	7.87	22.01	aa	
		n. 7 Tagen O3	4	75.16	58.38	48.34	-	3	74.9	43.13	60.92	-	8	50.04	15.44	45.39	-	8	106.54	40.54	104.1	-	8	106.54	40.54	104.1	-	
		n. 43 Tagen O3	4	97.64	46.79	81.38	-	4	83.52	22.12	86.85	-	8	67.05	21.25	63.12	-	9	79.87	33.58	70.12	-	9	79.87	33.58	70.12	-	
Vorjährige Nadeln	Parameter	Termin	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	n	x	σ	M	S	
		Photosynthese- kapazität	4	67.47	16.02	68.37	-	4	85.45	19.81	84.02	-	8	42.99	9.31	41.91	-	9	50.72	17.75	45.39	aa	9	50.72	17.75	45.39	aa	
		n. 43 Tagen O3	4	67.47	16.02	68.37	-	4	85.45	19.81	84.02	-	8	42.99	9.31	41.91	-	9	50.72	17.75	45.39	aa	9	50.72	17.75	45.39	aa	

Tab. 23 Veränderungen der Photosynthesekapazität und der spez. Photosynthese-
kapazität nach 7 Tagen und 43 Tagen Ozonbehandlung.

n = Probenanzahl, x = Mittelwert, σ = Standardabweichung, M = Median, S = Signifikanz
zu den Werten vor Begasungsbeginn, - = keine signifikanten Unterschiede innerhalb der
Gruppe.

Signifikanz der zeitlichen Änderungen innerhalb einer Gruppe ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$. Signifikanz des Begasungseffektes gegenüber den unbegasteten Kontrollen °° = $p < 0.01$, ° = $p < 0.05$.

Bei ausreichender Mineralstoffversorgung (Gruppe I) sank die spez. Photosynthesekapazität tendenziell aber nicht signifikant um -35.8 % (Gruppe I), während die Mineralstoffunterversorgung die Abnahme der spez. Photosynthesekapazität auf -52.4 % erhöhte (Gruppe II, Tab. 23). Die spez. Photosynthesekapazität der Kontrollpflanzen blieb hingegen unverändert auf einem signifikant höher liegendem Niveau (Tab. 23).

Diese Ergebnisse sprechen für eine Nadelschädigung beider Nadeljahrgänge durch hohe Ozonkonzentrationen, die auf 2 unterschiedlichen "Ebenen" erfolgten und unterschiedlich ausgeprägt waren.

Bei diesjährigen Nadeln ist zunächst von einer chlorophyllabhängigen nicht ozonbedingten Photosynthesereduktion auszugehen, die auch die unbegasteten Kontrollpflanzen erfaßt und vermutlich auf Adaptionsprozesse an die veränderten Klimaverhältnisse in den Kammern im Vergleich zu Freiland zurückzuführen ist. Als Folge eines Ozoneffektes muß jedoch die nicht chlorophyllabhängige Reduktion der spez. Photosynthesekapazität diesjähriger Nadeln eingeordnet werden. Diese Schädigung führt zu einer zu niedrigen Photosynthesekapazität gemessen an dem Chlorophyllgehalt den die ozonbegasteten Fichten hatten.

Bei vorjährigen Nadeln könnte sowohl eine ozonbedingte Reduktion der Photosynthesekapazität aufgrund des Chlorophyllrückganges, als auch eine ozonbedingte zusätzliche chlorophyllunabhängige Abnahme der spez. Photosynthesekapazität auftreten.

3.5.3.2. In-vivo Chlorophyllfluoreszenz nach Ozonbegasung

Zielsetzung dieses Versuchsteils war der möglichst frühzeitige Nachweis von Ozonschäden des Photosyntheseapparates bei Fichte, um Aufschluß über den Schädigungsmechanismus zu bekommen. Der Vergleich der erhaltenen Schädigungsmuster mit den im Freiland an vergilbten Nadeln gefundenen Fluoreszenztransienten sollte Aufschlüsse über die Gleichartigkeit der Schädigung geben.

Schädigungen des Photosyntheseapparates durch Ozon können bereits in einem Stadium visuell nicht erkennbarer Schäden nachgewiesen werden, wie an *Phaseolus vulgaris* gezeigt werden konnte (SCHREIBER et al. 1978).

Die Nachweismöglichkeit von nicht sichtbaren Ozonschäden bei Coniferen durch Messung der Chlorophyllfluoreszenzinduktionskinetik wurde in einem Vorversuch im März 1986 vor dem Austrieb an abgeschnittenen Zweigen verschiedener Coniferenarten getestet. Die Zweige wurden über 6 Tage (144 h) mit extremen Ozonkonzentrationen von 150 ppb, 450 ppb und 1000 ppb begast. Die Chlorophyllfluoreszenz wurde mit dem Brancker SF-10 Meßkopf gemäß den Angaben in Kap. 2.3.5. bestimmt. (Eine ausführliche Darstellung des Versuchs und der Ergebnisse findet sich bei SENSER et al. 1987).

Dieser Versuch zeigte, daß auch bei Coniferen eine Schädigung durch Ozon mit Hilfe der Chlorophyllfluoreszenzinduktionskinetik frühzeitig nachweisbar ist: Bei Fichte konnte bereits nach 4-tägiger Begasung mit 450 ppb Ozon eine Abnahme der variablen Fluoreszenz an den Zweigen festgestellt werden (Abb. 43), ohne daß zu diesem Zeitpunkt bereits sichtbare Schäden erkennbar waren. Nach weiteren 2 Begasungstagen trat parallel zu einer auftretenden Verbräunung und Chlorophyllverlust ein Abfall der Grundfluoreszenz, sowie eine weitere Abnahme der variablen Fluoreszenz auf. Gleichzeitig veränderte sich der Transiententyp.

Im Stadium einer noch nicht sichtbaren Schädigung (450 ppb) entsprechen die Transienten dem Normaltyp der Kontrollen, weisen aber eine charakteristische Abnahme der variablen Fluoreszenz auf, während bei Braunfleckigkeit mit unterschiedlichen Grünanteilen starke Abweichungen vom Normaltransienten auftraten (vgl. SENSER et al. 1987).

Im Containerversuch wurde im September 1987 die Empfindlichkeit gegenüber hohen Ozonkonzentrationen bei Mineralstoffmangel mit dem PAM 100 bestimmt, um zusätzlich Veränderungen des qQ- und qE- Quenchings mitzuerfassen. Die Fluoreszenztransienten wurden vor Begasung (21.9.1987) und nach Begasungsende (17.11.1987) an einzelnen Nadeln, wie in Kap. 2.3.5. beschrieben, bestimmt.

Die 43 tägige Begasung führte auch nicht zu veränderten Transiententypen, wie sie im Vorversuch an sichtbar geschädigtem abgeschnittenem Fichtenmaterial festgestellt werden konnten. Die Fluoreszenztransienten entsprachen dem Normaltypus.

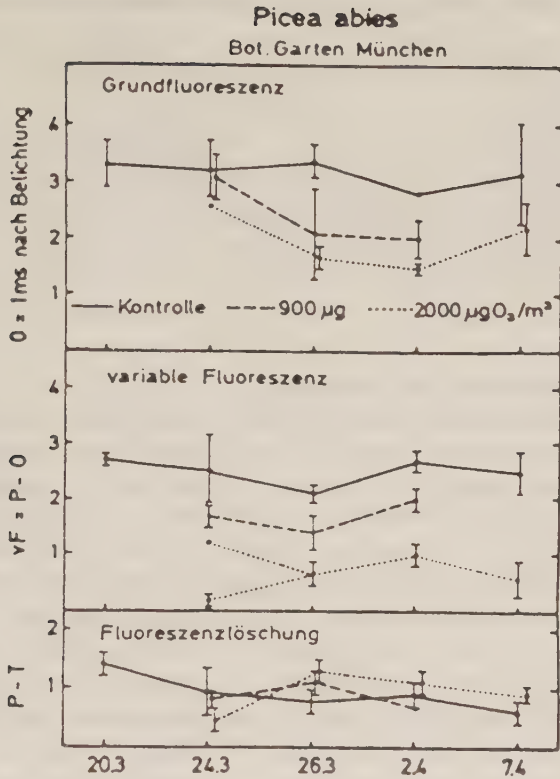


Abb. 43 Einfluß der Ozonbegasung auf die variable Fluoreszenz, Grundfluoreszenz und den Vitalitätsindex abgeschnittener Fichtenzweige im Spätwinter (März) 1986 (aus SENSER et al. 1987).

Das Verhältnis $F_{\text{Max}} - F_0 / F_{\text{Max}}$ zeigte bei 61.5 % der diesjährigen Nadeln eine leichte Abnahme bis zu maximal 8 %, die jedoch nicht als signifikant zu betrachten ist (Tab. 24). Bei vorjährigen Nadeln hingegen wiesen 84.6 % der untersuchten Fichten eine Abnahme dieses Verhältnisses auf, die bis zu -21 % betragen konnte, doch nur bei den Kaliummangelpflanzen war diese Abnahme auch hochsignifikant.

Tab. 24: Mittelwerte der Transientenmerkmal $F_{\text{Max}} - F_{\text{O}} / F_{\text{Max}}$ und qQ_{320s} vor (21.9.1987) und nach Ozonbegasung (17.11.1987).

$F_{\text{Max}} - F_{\text{O}} / F_{\text{Max}}$				
Gruppe I ausreichend Kalium			Gruppe II Kaliummangel	
	diesj. N.	vorj. N.	diesj. N.	vorj. N.
21.09.87	0.79 ± 0.02	0.79 ± 0.04	0.77 ± 0.03	0.79 ± 0.02
17.11.87	0.77 ± 0.01	0.75 ± 0.03	0.76 ± 0.03	0.72 ± 0.04
Signifikanz -	-	-	-	$P < 0.01$

qQ_{320s} (qQ nach 320 s Belichtung)				
21.09.87	0.86 ± 0.03	0.80 ± 0.07	0.81 ± 0.09	0.76 ± 0.08
17.11.87	0.76 ± 0.07	0.73 ± 0.08	0.68 ± 0.09	0.64 ± 0.12
Signifikanz $P < 0.015$	-	-	$P < 0.025$	$P < 0.05$

Der Verlauf des qQ - und qE -Quenchings zeigte nach Ozonbegasung folgende qualitative und quantitative Veränderungen:

- Bei ausreichender Mineralstoffversorgung (Gruppe I) der Nadeln wiesen diesjährige und vorjährige Nadeln entweder einen schnellen Anstieg von qQ gefolgt von einem raschen Abfall auf, oder es erfolgte ein nur sehr langsamer Anstieg des qQ -Koeffizienten (Abb. 45, Abb. 46). Der qQ -Koeffizient nach Ozonbegasung war im diesjährigen Nadeljahrgang signifikant und im vorjährigen Nadeljahrgang tendenziell kleiner (bis zu max. 20 %) als vor Begasungsbeginn (Abb. 44 a, Tab. 24). Der nicht photochemische Anteil des Fluoreszenzquenching (qE) zeigte hingegen nach Begasung keine Veränderungen (Abb. 57 c, Abb. 58 c); der Energetisierung der Membranen folgte ein unterschiedlich ausgeprägter Abfall von qE , die ein indifferentes Bild ergaben (Abb. 44 c), so daß keine ozonbezogenen Änderungen des qE -Quenchings angenommen werden können.

- Fichten mit Kaliummangel (Gruppe II) zeigten im diesjährigen Nadeljahrgang nach O_3 -Begasung analoge Veränderungen im qQ und qE -Verlauf wie bei den ausreichend mit Mineralstoffen versorgten Fichten (Abb. 45 b,d, Abb. 46 b,d). Eine ausgeprägte

Reduktion des qQ-Quenchings wurde vor allem bei einigen vorjährigen Nadeln gefunden. So lag bei den vergilbten Fichten mit WE+NO₃ bzw., WE+NH₄+Mg-Düngung eine Reduktion von qQ bis > -40 % vor. Abweichend davon verhielten sich die Fichten mit WE+NH₄-Düngung, die keine Veränderungen bzw. einen Anstieg von qQ nach Begasung zeigten (Abb. 44 b). Der qE-Verlauf variierte stark innerhalb der Versuchsgruppe. Es konnte jedoch keine einheitliche Tendenz im qE-Abfall nach dem Maximum und in der Größe des qE-Wertes nach 320 s Belichtung gefunden werden (Abb. 44 d), so daß ozonbezogene Änderungen des qE-Koeffizienten auch in dieser Versuchsgruppe nicht nachgewiesen werden konnten.

Das Auftreten von Fluoreszenztransienten des "Normaltypus" nach der 43-tägigen Ozonbegasung der Containerfichten zeigt an, daß eine irreversible Schädigung des Photosyntheseapparates durch die applizierten extrem hohen Ozonkonzentrationen (noch) nicht eingesetzt hat, wie auch die teilweise auftretende Erholung des CO₂-Gaswechsels 14 Tage nach Begasung zeigte (Abb. 42). Damit bestätigen die Fluoreszenzdaten den Befund einer weitaus höheren Ozonresistenz intakter Fichten in der vegetationsaktiven Zeit, im Vergleich zu den abgeschnittenen Zweigen im Frühjahr.



Abb. 44 a-d Veränderungen von qQ und qE nach Ozonbegasung dies- und vorjähriger Nadeln der Gruppe I (+K') und Gruppe II (-K').

Abb. 47

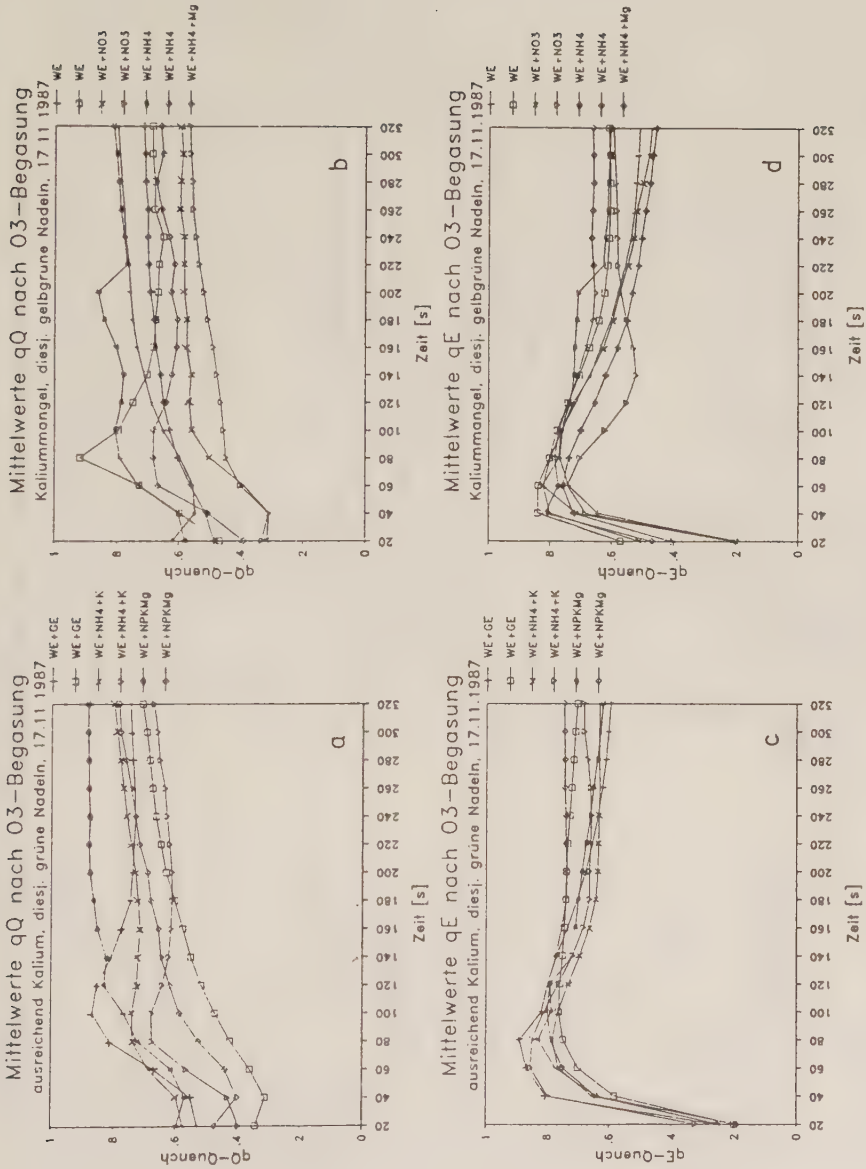


Abb. 45 a-d Zeitlicher Verlauf von qQ und qE diesjähriger Nadeln der Gruppe I (+K') und Gruppe II (-K').

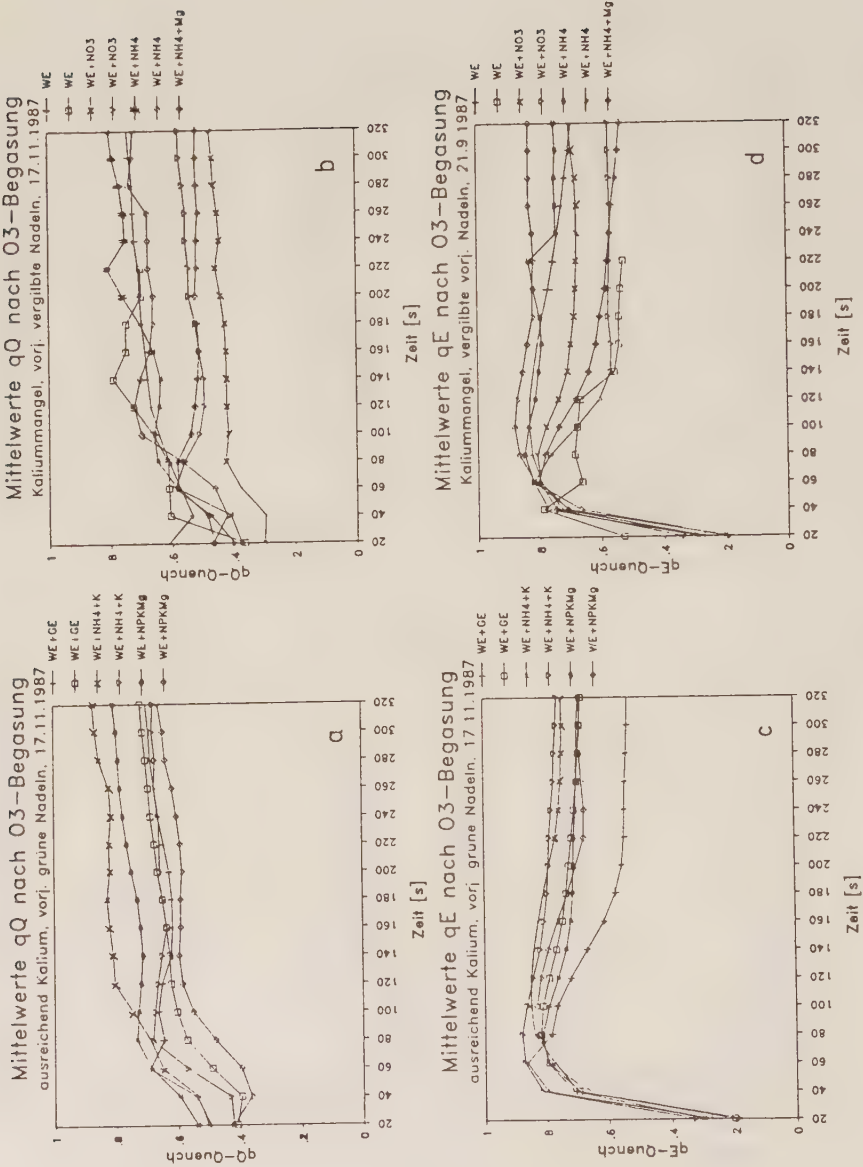


Abb. 46 a-d Zeitlicher Verlauf von qQ und qE vorjähriger Nadeln der Gruppe I (+K') und Gruppe II (-K').

Die signifikante Reduktion von qQ in den vorjährigen Nadeln beider Versuchsgruppen und in den diesjährigen Nadeln der Gruppe I, sowie die teilweise veränderte Kinetik des qQ Anstiegs während der Belichtung zeigen aber eine Einschränkung des Elektronentransportes nach der Ozonbegasung an, die aus einer Störung des Calvin-Cyclus resultieren könnte. Der verminderte Elektronentransport unterstützt den Befund der verminderten spezifischen Photosynthesekapazität (Kap. 3.3.2.2.). Die mit dem Auf- und Abbau eines Protonengradienten verbundene Fluoreszenzlöschung (qE), die vermutlich besonders empfindlich auf eine Membranveränderung reagieren müßte, wird erstaunlicherweise nicht beeinflusst, womit sich die Ozonschädigung auch deutlich von einer SO_2 -Schädigung unterscheidet, bei der qE bei sehr hohen SO_2 -Konzentrationen (2ppm) vermutlich auf die pH-Änderungen besonders empfindlich reagierte (SCHMIDT et al. 1988).

Kaliummangel erhöht die Empfindlichkeit gegenüber Ozon, ein Befund der durch die größeren Effekte auf qQ bei den Kaliummangelpflanzen unterstützt wird. Die signifikante Verminderung von $F_{Max}-F_o/F_{Max}$ im vorjährigen Nadeljahrgang weist auf einen verminderten Quantenertrag im PS II hin (BJÖRKMANN und DEMMIG, 1987) und könnte auf eine primäre Schädigung des Wasserspaltungsapparates zurückzuführen sein, wie sie SCHREIBER et al. (1978) auch bei *Phaseolus vulgaris* vermutete.

3.5.4. Frostresistenz

Nach Beendigung des Ozonversuchs am 17.11.1987 wurde das Fichtenmaterial zunächst 15 Tage lang in Klimakammern bei 20°C Tag/ 13° Nacht, Licht 6° bis 18°, maximal Licht (20 klx) 7°-17° und 70% relativer Luftfeuchte aufbewahrt.

Anschließend wurden die Fichten in einem abdeckbaren Winterbeet des Botanischen Instituts der Universität München bis zum Frühjahr 1988 aufbewahrt.

Die nicht begasten Kontrollpflanzen waren bereits Mitte Dezember überwiegend bis -30 °C frostresistent und erreichten damit das gleichzeitig bestimmte Resistenzniveau der Freilandpflanzen des Containerversuchs.

		15.12.1987 [°C]	5.1.1988 [°C]	20.3.1988 [°C]	15.4.1988 [°C]
Gruppe I, ausreichende Mineralstoffversorgung [+K] ohne Vergilbungssymptome					
WE+GE	-Ozon	-30	-30	> -30	-17.5
	+Ozon	< -20	-17.5	-25	-12.5
WE+NH ₄ +K	-Ozon	-27.5	-30	> -30	-15
	+Ozon	< -20	-17.5	-25	-12.5
WE+NO ₃ +K	-Ozon	-25	-30	-30	-12.5
	+Ozon	< -20	-17.5	-15	-10
WE+NPKMg	-Ozon	-27.5	-27.5	-22.5	-15
	+Ozon	< -20	-15	-20	-12.5
Gruppe II, Mineralstoffmangel [-K] und Vergilbungssymptome					
WE	-Ozon	-30	> -30	> -30	15
	+Ozon	< -20	-15	-7.5	-10
WE+NO ₃	-Ozon	> -30	-25	-30	-17.5
	+Ozon	< -20	-10	-15	-12.5
WE+NH ₄	-Ozon	> -30	> -30	> -30	-20
	+Ozon	< -20	-25	-10	-12.5
WE+NH ₄ +Mg	-Ozon	> -30	> -30	-	-17.5
	+Ozon	< -20	-15	-22.5	-7.5

Tab. 25 Einfluß der Ozonbegasung auf die Entwicklung der Frostresistenz im Winter 1987/88.

Dagegen zeigten alle ozonbegasteten Fichten zu diesem Zeitpunkt bei den getesteten Temperaturen von -20°C bis -30°C starke Nadelnekrosen, die zu einem Absterben und Nadelfall führten (Tab. 25).

Anfang Januar 1988 erfolgte eine Frostresistenzbestimmung über den ganzen meßbaren Temperaturbereich von 0 °C bis -30°C. Alle Kontrollpflanzen tolerierten zu diesem Zeitpunkt Temperaturen bis mindestens -30°C, während die ozonbegasten Fichten eine bis zu -20 °C niedrigere Frosthärte aufwiesen (Tab. 25).

Durch die Ozonbegasung wird die Frostresistenzentwicklung anscheinend langfristig gestört, da selbst 4 Monate nach Begasungsende das Resistenzniveau der Kontrollpflanzen noch nicht erreicht worden war, vielmehr konnte nur ein Teil der ozonbegasten Fichten die Frosthärte im Winter (20.3.1988) bis auf maximal -25°C erhöhen. Eine zusätzliche Reduktion der Frosthärte durch Mineralstoffmangel machte sich zu diesem Zeitpunkt besonders bemerkbar. Während die ozonbegasten Fichten mit ausreichender Mineralstoffversorgung die Frostresistenz auf durchschnittlich -21°C (20.3.1988) gesteigert hatten, blieben die Fichten mit Mineralstoffmangel mit durchschnittlich -13.7 °C weit unter diesem Resistenzniveau.

In der besonders kritischen Enthärtungsphase der Fichten zeigten ozonbegaste Fichten eine raschere Aufgabe des Resistenzniveaus. Während die Kontrollpflanzen Mitte April noch überwiegend eine Frostresistenz bis -17.5 °C aufwiesen, zeigten ozonbegaste Fichten schon bei -12.5°C erste leichte Schadenssymptome.

Zusammenfassung

- Über 43 Tage applizierte extreme Ozonkonzentrationen (bis 1000 ppb) verursachten bei Fichten mit Kaliummangel nur vereinzelt geringe sichtbare Schäden, nicht aber bei ausreichend mit Mineralstoffen versorgten Fichten, so daß eine relativ hohe Ozonresistenz der Fichte festgestellt werden muß.

- Die nach Ozonbegasung bei Containerpflanzen und im Vorversuch an abgeschnittenen Fichtenzweigen festgestellten sichtbaren Schäden stimmen nicht mit der "akuten Vergilbung" des Freilandes überein.

- Die extremen Ozonkonzentrationen verursachten aber physiologische, äußerlich nicht sichtbare Schäden, die in einer Schä-

digung der Photosynthese und einer Beeinträchtigung der Frost-resistenzentwicklung deutlich wurden. Eine direkte, irreversible photooxidative Pigmentzerstörung konnte nicht nachgewiesen werden.

- Die physiologischen Schäden nahmen mit dem Nadelalter und bei Kaliummangel zu.

3.6. Diskussion II

3.6.1. Sensibilität der Fichte gegenüber Ozon

Das Ausbleiben einer deutlich sichtbaren Nadelschädigung in diesem Versuch bei mehrwöchiger Begasung mit extremen Ozonkonzentrationen, die weit über den im Freiland auftretenden kurzzeitigen Spitzenkonzentrationen liegen (KRAUSE et al. 1986), sprechen für eine relativ hohe Ozontoleranz der Fichte. Die Ozontoleranz von Fichte ist dabei überraschenderweise höher anzusetzen, als die bisherigen Ergebnisse von Kurzzeitbegasungen (WOOD und DAVIES 1969, DAVIES und WOOD 1972, SMIDT 1978, SENSER et al. 1987) und Langzeitbegasungen erwarten ließen (BENDER et al. 1986, PRINZ et al. 1985, SKEFFINGTON und ROBERTS 1985, KRAUSE und PRINZ 1986, SENSER et al. 1986, BARNES und DAVISON 1988, GUDERIAN et al. 1985).

Dies gilt überraschenderweise auch für die Containerfichten mit Kaliummangel, die nur sehr schwach ausgeprägte Schadenssymptome zeigten, die sich zudem von den bisher in der Literatur dokumentierten unterscheiden (PRINZ et al. 1985, SKEFFINGTON und ROBERTS 1985b, GUDERIAN et al. 1985).

Methodische und pflanzenspezifische Gründe kommen als Ursache der Unterschiede zwischen den Literaturergebnissen und den Ergebnissen des Containerversuches in Frage:

BROWN und ROBERTS (1988) wenden gegen frühere Ozonexperimente ein, daß die vermeintlichen Ozoneffekte tatsächlich auf Stickoxide zurückzuführen sein könnten, die als Artefakte bei der üblichen Ozonproduktion mittels Luft + elektrischer Entladung entstanden sind. Gegenüber Mischbegasungen ist die Fichte aber

in der Regel empfindlicher als gegenüber einzelnen Schadgasen (GUDERIAN et al. 1985), was insbesondere auch für die Pigmente gilt (SAPPOK 1989). Eine Verfälschung der tatsächlichen Ozontoleranz bei den zitierten Ozonbegasungsversuchen scheint deswegen möglich. Für den Containerversuch ist der Einwand von BROWN und ROBERTS (1988) nicht gültig, da Ozon aus reinem Sauerstoff hergestellt wurde.

Da die Ozontoleranz vermutlich genetisch fixiert ist (LANDOLT und KELLER 1985, JÄGER et al. 1986) könnte zusätzlich die Pflanzenauswahl die Ergebnisse mitbeeinflusst haben. Im Containerversuch wurde hingegen Samenmaterial aus der Hochland/Frömmel-Herkunft verwendet, welches eine hohe genetische Variabilität gewährleistete, so daß die zufällige Verwendung von "ozonresistentem" Fichtenmaterial unwahrscheinlich ist.

Der Schadgaseintritt in das Blatt erfolgt überwiegend über die Stomata (JÄGER et al. 1986). Dadurch kann das Stomataverhalten die Schadgasresistenz mitbeeinflussen (HEATH, 1980), was indirekt auch durch die Verstärkung von Ozoneffekten bei hoher Luftfeuchtigkeit angedeutet wird (SMIDT, 1978). Stichprobenhafte Porometermessungen ergaben für die Kaliummangelfichten teilweise erhöhte stomatäre Widerstände bei Ozonbegasung (Daten nicht aufgeführt). Es erscheint daher denkbar, daß das Ausbleiben sichtbarer Schäden bei den Containerfichten mit Kaliummangelfichten auch eine Folge verringerter interzellulärer O_3 -Konzentrationen durch hohe Stomatawiderstände war. Inwieweit die erhöhten Stomatawiderstände Folge des Kaliummangels waren, oder ob es sich um eine ozonbedingte Schädigung der Stomata handelte (HEATH 1980), war im Rahmen dieser Arbeit nicht zu klären.

Für ausreichend mit Mineralstoffen (Gruppe I) versorgten Fichten konnten hingegen in den Porometermessungen keine Stomataweiteneinschränkungen gefunden werden, so daß das Ausbleiben sichtbarer Ozoneffekte bei dieser Versuchsgruppe als ein gesicherter Resistenzeffekt zu bewerten ist.

3.6.2. Nicht sichtbare Nadelschäden

Latente Nadelschädigungen werden durch das Ausbleiben sichtbarer Schäden in diesem Versuch nicht ausgeschlossen, wie vor allem die Ergebnisse der Photosynthese und Frostresistenzuntersuchungen zeigten. Als empfindlichster Indikator erwies sich der CO_2 -Gaswechsel, der bereits frühzeitig auf Ozon mit einer Einschränkung reagierte, wie verschiedentlich auch bereits bei geringeren O_3 -Konzentrationen festgestellt wurde (PRINZ et al. 1985, KRAUSE und PRINZ 1986, SELINGER et al. 1986, GROSS 1987). Die Ergebnisse bestätigen dabei die höhere Empfindlichkeit älterer Nadeljahrgänge (LANDOLT und KELLER 1985, SMIDT 1978), die durch Kaliummangel verstärkt wird. Bezüglich der diesjährigen Nadeln kann im Gegensatz zu Ergebnissen von KRAUSE und PRINZ (1986) kein eindeutiger Begasungseffekt aus den Photosynthese- und Fluoreszenzmessungen nachgewiesen werden. Die tendenzielle Abnahme der spez. Photosynthesekapazität sprechen für einen Ozoneffekt bei den diesjährigen Nadeln, die Variabilität innerhalb der Kontrollgruppen lassen eine abschließende Aussage jedoch nicht zu.

Die Beeinträchtigung der Photosynthese wird durch den Schädigungsmechanismus von Ozon verständlich:

Primärer Angriffsort für Ozon sind die Zellmembranen, deren Lipide durch Oxidation zu peroxidischen Additionsprodukten und Wasserstoffperoxid umgewandelt werden (HEATH 1980, SAKAKI et al. 1983, ELSTNER 1984). Die Schädigung der Membranen kann auch mittelbar durch eine ozonbedingte Katalyse freier Sauerstoffradikale in den Chloroplasten erfolgen (JÄGER et al. 1986), wenn diese nicht über das Detoxifizierungssystem Ascorbat/Glutathion reduziert werden (FOYER und HALLIWELL 1976, ELSTNER 1984). Der Anstieg von Antioxidantien bei Ozonbegasung könnte entsprechend einen erhöhten Schutzbedarf anzeigen (MEHLHORN et al. 1986, 1987, SENGER et al. 1986).

Für die Einschränkung des CO_2 -Gaswechsels sind vermutlich vor allem Veränderungen der Chloroplastenmembranen verantwortlich, wie sie bei extremen Ozonkonzentrationen und sichtbaren Schäden bei Fichte bereits beobachtet werden konnten (SENSER et al., 1987).

Die Verstärkung des Ozoneffektes bei Kaliummangel könnte mit der Verminderung der Membranstabilität aufgrund des Mineralstoffmangels (KANDLER 1985) und durch die mit der Lipidperoxidation verbundene Änderung der Membranpermeabilität und dem Verlust anorganischer Ionen und organischer Metaboliten (HEATH 1980, ELSTNER 1984) erklärt werden.

Die Reduktion der Frostresistenz nach Ozonbegasung spricht ebenfalls für eine primäre Schädigung der Zellmembranen, da die Membranfluidität wesentlich für die Frostresistenz ist (SAKAI und LARCHER, 1987). Für die Frostresistenzentwicklung relevante Membranschäden sind allerdings schon bei sehr viel niedriger liegenden Ozonkonzentrationen als den in diesem Versuch applizierten zu erwarten (BARNES und DAVISON 1988, SENSER und PAYER 1988).

Nach der Lipidperoxidation kann es in einer Sekundärreaktion zu einer Ausbleichung der Photosynthesepigmente kommen (SAKAKI et al. 1983, SCHMIDT und KUHNERT 1986, Imamura und Shimizu 1974, LÜTHY et al. 1986). Die Zerstörung der einzelnen Pigmente folgt dabei der für irreversiblen photooxidativen Pigmentabbau kennzeichnenden primären Abnahme des Carotins vor den Chlorophyllen und Xanthophyllen (SIRONVALL und KANDLER, 1958). Die Pigmentzerstörung durch Ozon unterliegt dabei der Reihenfolge Carotin > Chlorophyll a > Chlorophyll b > Xanthophylle (SENSER et al. 1987) und wird durch die charakteristischen Veränderungen des Chlorophyll/Carotin-Quotienten (Anstieg), Xanthophyll/Carotin-Quotienten (Anstieg) und Chlorophyll/Xanthophyll-Quotienten (Abnahme) beschrieben.

Die Konstanz des Chlorophyll/Carotin-Verhältnisses zeigte aber, daß kein irreversibler photooxidativer Abbau der Pigmente der Containerfichten während der 43 täglichen Begasung erfolgte. Überraschenderweise galt dies auch für die Kaliummangelfichten. Das Ausbleiben eines photooxidativen Pigmentabbaus könnte auch auf zu niedrige Lichtintensitäten zurückzuführen sein, da die Wirkung oxidierender Schadgase durch Licht verstärkt wird (SENSER et al. 1987, SAPPOK 1989). Bei diesen Begasungsversuchen lagen jedoch dieselben Strahlungsverhältnisse (vgl. Kap. 2.2.1.) vor wie bei einem Vorversuch, bei dem nach Begasung mit extremen Ozonkonzentrationen erhebliche Schäden an

(abgeschnittenen) Fichtenzweigen beobachtet werden konnten (SENGER et al. 1987).

Die Änderungen der Pigmentverhältnisse, die dennoch während der Einkammerungszeit auftraten, entsprachen der im Containerversuch bei vergilbten Nadeln mit der Chlorophyllreduktion verbundenen Abnahme des Chlorophyll/Xanthophyll- und Zunahme des Xanthophyll/Carotin-Quotienten. Da sowohl bei den ozonbegasteten, wie auch bei den Kontrollfichten diese gleichgerichtete Pigmentabnahme erfolgte, sind diese Veränderungen nicht auf einen Ozoneffekt zurückzuführen.

Diese Pigmentveränderungen entsprechen auch nicht den Pigmentveränderungen bei durch Dunkellagerung verursachter Blattseneszenz, welche durch eine schnelle Degradation der Chlorophylle vor den Carotinoiden gekennzeichnet ist (MISRA und BISWAL 1983), wobei Chlorophyll a schneller als Chlorophyll b, und β -Carotin und Xanthophylle gleich schnell abnehmen (SAPPOK, 1989). Die Pigmentveränderungen resultieren vielmehr eher aus einer Anpassung an die veränderten Lichtverhältnisse in den Klimakammern.

SENGER et al. (1986) konnten in einem Langzeitbegasungsversuch mit niedrigeren Ozonkonzentrationen (vgl. PAYER et al. 1986) keine Veränderungen der Chlorophyllkonzentrationen feststellen. BENDER et al. (1986) fanden bei O_3 bzw. O_3/SO_2 -Begasung keine einheitlichen Tendenzen in den Chlorophyllveränderungen die auf einen Begasungseffekt zurückführbar waren.

Dieser Befund wird durch diese Untersuchung auch auf extreme Ozonkonzentrationen ausgedehnt.

Demnach ist davon auszugehen, daß im September nach der Ausdifferenzierung der jüngsten Nadeln die Pigment-Protein-Komplexe äußerst unempfindlich selbst bei extremen Ozonkonzentrationen gegenüber einer ozoninduzierten photooxidativen Zerstörung sind. Dies gilt zu diesem Zeitpunkt auch für die vorjährigen Nadeln.

3.6.1.3. Bedeutung der Ergebnisse der Ozonbegasung für das Verständnis der "neuartigen" Waldschäden

Die Bedeutung dieser Begasungsergebnisse für die in den Waldschadensgebieten auftretenden Schadebilder werden durch

den Vergleich mit den Standortbedingungen des Freilandes deutlich.

Die applizierten Ozonkonzentrationen (max. $2000 \mu\text{g}/\text{m}^3 \text{O}_3$) liegen weit über den bodennahen natürlich vorkommenden Ozonkonzentrationen in den deutschen Mittelgebirgen.

So nehmen Prinz et al. (1985) einen sommerlichen Dreimonatsmittelwert an Mittelgebirgsstandorten wie Brotjacklriegel und Schauinsland von $130 \mu\text{g}/\text{m}^3 \text{O}_3$ mit maximalen Tagesmittelwerten bis $250 \mu\text{g}/\text{m}^3 \text{O}_3$ an. KANDLER (1985, 1988a) gibt Ozonmessungen des Umweltbundesamtes an, die für den Zeitraum 1973 -1988 ein Pendeln der Ozonkonzentrationen an verschiedenen Mittelgebirgsstandorten zwischen 30 ppb und maximal ca 60 ppb (= ca $120 \mu\text{g} / \text{m}^3$) in den Sommermonaten Mai bis August anzeigen, welche die Monate mit den höchsten Ozonkonzentrationen darstellen.

Gegen eine direkte Ozonschädigung der Fichten in den erkrankten Waldbeständen sprechen auch die Symptome der in dem Vorversuch (SENSER et al. 1987), dem Containerversuch und den zitierten Begasungsversuchen erzielten Ozonschäden.

Als typische Schäden treten bei Ozonbegasung ozonempfindlicher Koniferenarten wie Pinus ponderosa oder Pinus strobus vor allem chlorotische Flecken bzw. Punktierungen auf ("chlorotic mottling", SMIDT 1978).

Dieses Schadenssymptom wurde auch in der Mehrzahl der Ozonbegasungsversuche bei Fichte beobachtet (GUDERIAN et al. 1985, PRINZ et al. 1985, KRAUSE und PRINZ 1986). Zusätzlich traten vor allem Nadelrötungen und -verbräunungen auf (SKEFFINGTON und ROBERTS 1985a, SENSER et al. 1987), die auch als SO_2 -Schäden gefunden werden können (Bender et al. 1986). Das Schadbild der "akuten Vergilbung" konnte jedoch bei alleiniger Ozonbegasung weder in diesem Ozonversuch, noch in den zitierten Versuchen erzielt werden. Einzig bei der Belastungskombination $\text{O}_3 + \text{NO}_2$ oder $\text{O}_3 + \text{SO}_2 + \text{NO}_2$ wurden Vergilbungen festgestellt, die von der Nadelspitze ausgingen (GUDERIAN et al. 1985). Diese Vergilbungen betrafen jedoch die diesjährigen Nadeln (GUDERIAN et al. 1985), während bei der "akuten Vergilbung" dieser Nadeljahrgang grün bleibt.

Neben dem Ausbleiben der für eine Ozonschädigung charakteristischen Pigmentveränderungen im Freiland (vgl. Kap. 3.4.1.)

sprechen auch die bei Schadbegasungen auftretenden histologischen Nadelveränderungen (Fink 1987, Masuch et al. 1988) gegen eine direkte Verursachung der Nadelvergilbungen durch Ozon und andere Schadgase. Das Nadelgewebe vergilbter Freilandfichten zeigt im Gegensatz zu begasten Fichten typischerweise eine von innen nach außen fortschreitende Schädigung, die alleine auf Mineralstoffmangel zurückgeführt werden kann, ohne daß eine direkte Wirkung gasförmiger Luftschadstoffe angenommen werden müßte (FINK, 1987).

Die Fichte erscheint damit auch bei Berücksichtigung unterschiedlicher genetisch bedingter Empfindlichkeit als ausreichend tolerant auch gegenüber zeitweilig erhöhten Ozonkonzentration in den deutschen Mittelgebirgen.

Eine direkte Auslösung sichtbarer Nadelschäden bei Fichte durch Ozon ist aufgrund der unterschiedlichen physiologischen Reaktionsmuster bei Ozonschädigung (typ. Pigmentveränderungen, Frostresistenzverminderung, Verminderung der spez. Photosynthesekapazität) und bei ernährungsbedingter "akuter Vergilbung" (vgl. Kap. 3.3.) wenig wahrscheinlich.

4. Zusammenfassung

Seit ca 1980 wird in den Hochlagen der deutschen Mittelgebirge bei Fichte ein neuartiges, auch als "akute Vergilbung" bzw. montane Vergilbung bezeichnetes, Krankheitsbild beobachtet, dessen Ursache bisher nicht geklärt ist.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Bedeutung des Bodens, des Bodenwasserhaushalts (Trockenheit, Staunässe), troposphärischer (Luftschadstoffe) und biotischer (Mikroorganismen) Faktoren für die Auslösung von Vergilbungssymptomen, die Biomassenentwicklung, Photosynthese, Pigmenthaushalt und Frostresistenz bei Fichte untersucht.

Dazu diente ein Pflanzversuch bei dem gesundes Baumschulmaterial verschiedener Provenienz in Container mit Originalboden eines vergilbten Fichtenbestandes aus dem Bayerischen Wald (Ludwigsreuth) gepflanzt wurde. Daneben wurde in einem Ozonbegasungsversuch der Einfluß der Mineralstoffversorgung auf die Ozonempfindlichkeit von Fichte untersucht. An ausgegrabenem bereits erkranktem Fichtenmaterial aus dem Bayerischen Wald wurde zusätzlich der Einfluß einer verbesserten Mineralstoffversorgung auf das Schadbild "akute Vergilbung" untersucht.

Ergebnisse:

- Auf der mineralstoffarmen Pflanz Erde aus dem Bayerischen Wald trat bei zuvor symptomfreien gesundem Baumschulmaterial verschiedener Provenienz eine "akute Vergilbung" auf. Als Ursache dieser Vergilbung stellte sich Kaliummangel heraus. Als Grenzbereich für die Vergilbung ist ein Kaliumgehalt der Nadeln von ca 2-2.8 mg/g TG bzw. ein K/N Verhältnis kleiner 0.5 anzunehmen.
- Die Symptome dieser "akuten Vergilbung" unterschieden sich deutlich von denen bei N-Mangel auftretenden Symptomen. Als Grenzwerte für die N-Chlorose bei Fichte ist ein Stickstoffgehalt der Nadeln von ca ≤ 5 mg/g TG anzunehmen.
- Die Vergilbungssymptome konnten durch Trockenheit und insbesondere Staunässe verstärkt werden.

- Anhaltspunkte für die Beteiligung von biotischen Krankheitserregern an der Auslösung der "akuten Vergilbung" ergaben sich aus dem Containerversuch nicht.
- Bei diesen ernährungsbedingten Vergilbungen erfolgt, unabhängig von deren Ursache (N- oder K-Mangel), eine Pigmentverminderung und eine Veränderung der Pigmentzusammensetzung. Die Pigmentverminderung ist durch eine stärkere Abnahme der Chlorophylle gegenüber den Carotinoiden gekennzeichnet, so daß es in vergilbten Nadeln zu einer relativen Zunahme der Xanthophylle und des Carotins kommt. Die funktionelle Integrität der Pigmentkomplexe geht dabei nicht verloren wie Photosynthese- und Fluoreszenzmessungen zeigten. Es ergaben sich auch keine Anzeichen einer direkten photooxidativen Pigmentzerstörung, die zu einer bevorzugten Zerstörung des Carotins führen müßte.
- Die Photosynthesekapazität (bezogen auf Trockengewicht) vergilbter Nadeln ist in vergilbten Nadeln aufgrund des niedrigen Chlorophyllgehaltes deutlich reduziert im Vergleich zu den ausreichend mit Mineralstoffen versorgten Fichten. Die Bestimmung der spezifischen Photosynthesekapazität (Bezugsgröße Chlorophyll) ergab bei vergilbten Nadeln jedoch keine geringere Ausnutzung des Chlorophylls für die Photosynthese, wie er bei einer Schädigung des Photosyntheseapparates durch extreme Ozonkonzentrationen gefunden werden konnte. Im Gegenteil, es wurden bei vergilbten Nadeln stets höhere spez. Photosynthesekapazitäten ermittelt (z.B. 1987 Chlorophyllgehalt 0.5 mg/g TG, $SPK=117 \text{ nmol CO}_2/\text{mg Chl}\cdot\text{s}$ gegenüber 50 $\text{nmol CO}_2/\text{mg Chl}\cdot\text{s}$ bei Chlorophyllgehalt 1.5 mg/g TG).
Die Photosynthese zeigte eine enge Abhängigkeit vom Stickstoff- und Kaliumgehalt der Nadeln. Dieses Ergebnis weist auf eine Limitierung der Photosynthese vergilbter Nadeln durch den Mineralstoffmangel, nicht aber auf eine Schädigung des photochemischen Apparates hin.
- Die "akute Vergilbung" wird nicht von einer Verminderung der Frostresistenz begleitet, soweit der Kaliumgehalt der Nadeln nicht unter 1.8 mg/g TG sinkt. Eine Verminderung der

Frostresistenz und eine Verzögerung der Frosthärtung konnte bei sehr extremem Kaliummangel ($\leq 1.3 \text{ mg/g TG}$) oder bei extremem Stickstoffmangel (ca $0.5 \% \text{ N/g TG}$) beobachtet werden.

- Eine Begasung mit extremen Ozonkonzentrationen (bis 1000 ppb, 24 h, 43 Tage) ergab eine erstaunlich hohe Ozonresistenz der Fichte: Nur sehr vereinzelt waren geringe Schäden bei Kaliummangelfichten sichtbar, während ausreichend mineralstoffversorgte Fichten keine sichtbaren Schäden aufwiesen. Es konnte auch keine photooxidative ozoninduzierte Pigmentzerstörung gefunden werden.

Dagegen ergaben sich physiologische Schädigungen besonders in dem vorjährigen Nadeljahrgang, die sich mit dem Kaliummangel verstärkten. So wurde eine drastische Reduktion der Photosynthesekapazität sowohl bei Bezug auf das Trockengewicht als auch auf den Chlorophyllgehalt gefunden. Außerdem konnte eine Reduktion und Verzögerung der Frosthärtung festgestellt werden.

Schlußfolgerungen

- Die "akute Vergilbung" ist ein Ausdruck der stoffwechselphysiologischen Limitierung durch ein unzureichendes Mineralstoffangebot und wird am Standort Ludwigsreuth (Bayerischen Wald) durch K-Mangel verursacht und durch Mg-Mangel verstärkt. Damit unterscheidet sich dieser Standort von den bisher bekannten Vergilbungsflächen im Bayerischen Wald, auf denen ein Mg-Mangel als bestimmender Faktor festgestellt wurde.
- Die "akute Vergilbung" ist kein Anzeichen einer irreversiblen Schädigung der Nadeln durch Ozon, da eine photooxidative Zerstörung der Pigmente und eine funktionelle Einschränkung der Photosynthese nicht gefunden werden konnte. Gegen eine direkte Ozonschädigung spricht zusätzlich die relativ hohe Ozontoleranz der Fichte und die fehlende Übereinstimmung der experimentell ausgelösten sichtbaren Ozonschäden mit den Symptomen der "akuten Vergilbung".

5. Literatur

- ABRAHAMSON, G. 1983. Sulphur pollution: Ca, Mg and Al in soil water and possible effects on forest trees. In: Ulrich, B. & Pankrath, J. (Hg.): Effects of Accumulation of Air Pollutants in Forest Ecosystems, D. Reidel Publishing Company, 207-218.
- ANDERSON, I. C. & ROBERTSON, D. S. 1960. Role of carotenoids in protecting chlorophyll from photodestruction. *Plant Physiol.* 35, 531-534.
- ANDERSON, J. M. 1986. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37, 93-136.
- BARNES, J. D. & DAVISON, A. W. 1988. The influence of ozone on the winter hardiness of Norway spruce. *New. Phytol.* 108, 159-166.
- BAULE, H. & FRICKER, C. 1967. Die Düngung von Waldbäumen. BLV-Verlag.
- BENDER, J., JÄGER, H. J., SEUFERT, G. & ARNDT, U. 1986. Untersuchungen zur Einzel- u. Kombinationswirkung von SO₂ und O₃ auf den Stoffwechsel von Waldbäumen in Open-top-Kammern. *Angew. Botanik*, 60, 461-479.
- BFWL, 2. Bericht des Forschungsbeirates Waldschäden/Luftverunreinigungen der Bundesregierung und der Länder Mai 1986. Bezug: Literaturabteilung des Kernforschungszentrums Karlsruhe GmbH. Karlsruhe.
- BILGER, W. & SCHREIBER, U. 1986. Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. *Photosynthesis Research*, 10, 303-308.
- BJÖRKMANN, O. & DEMMIG, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489-504.
- BLANK, L., ROBERTS, T. M. & SKEFFINGTON, R. A. 1988. New perspectives on forest decline. *Nature*, 336, 27-30.
- BOSCH, C. & REHFUESS, K. E. 1988. Über die Rolle von Frostereignissen bei den "neuartigen" Waldschäden. *Forstw. Cbl.* 107, 123-130.
- BOSCH, C. 1986. Standorts- und ernährungskundliche Untersuchungen zu den Erkrankungen der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in höheren Gebirgslagen. *Forstl. Forschungsberichte* Nr. 75; München.
- BOSCH, C., PFANNKUCH, E., BAUM, U. & REHFUESS, K. E. 1983. Über die Erkrankung der Fichte (*Picea abies* Karst.) in den Hochlagen des Bayer. Waldes. *Forstw. Cbl.* 102, 167-181.

- BOSCH, C., PFANNKUCH, E., REHFUESS, K. E., RUNKEL, K. H., SCHRAMMEL, P. & SENSER, M. 1986. Einfluß einer Düngung mit Magnesium und Calcium, von Ozon und saurem Nebel auf Frosthärte, Ernährungszustand und Biomasseproduktion junger Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.). Forstw. Cbl. 105, 218-229.
- BOUMA, D. 1970. Effects of nitrogen nutrition on leaf expansion and photosynthesis of *Trifolium subterraneum* L.. I. Comparison between different levels of nitrogen supply. Ann. Bot. 34, 1131-1142.
- BOUMA, D. 1983. Diagnosis of Mineral Deficiencies Using Plant Tests (New Series Vol. 15 A). In: Läubli, A. & Bielecki, R. L. (Hg.): Inorganic Plant Nutrition, Encyclopedia of Plant Physiology (New Series Vol. 15 A), Springer.
- BROWN, K. A. & ROBERTS, T. M. 1988. Effects of Ozone on Foliar Leaching in Norway Spruce (*Picea abies* L. Karst): Confounding Factors Due to NO_x Production During Ozone Generation. Environmental Pollution, 55, 55-73.
- BROWN, K. A., ROBERTS, T. M. & BLANK, L. W. 1987. Interaction between ozone and cold sensitivity in Norway spruce: a factor contributing to the forest decline in Central Europe? New Phytol. 105, 149-155.
- CAEMMERER, S. V., FARQUHAR, G. D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta, 153, 376-387.
- CHOW, W. S., TELFER, A., CHAPMAN, D. J. & BARBER, J. 1981. State 1-state 2 transition in leaves and its association with ATP-induced chlorophyll fluorescence quenching. Biochim. Biophys. Acta, 638, 60-68.
- DAVIES, D. D. & WOOD, F. A. 1972. The relative susceptibility of eighteen coniferous species to ozone. Phytopathology, 62, 14-19.
- EBRAHIM-NESBAT, F. & HEITEFUSS, R. 1985. Rickettsien-ähnliche Bakterien (RLO) in Feinwurzeln erkrankter Fichten unterschiedlichen Alters. Eur. J. Forest Pathology, 15, 182-187.
- ELSTNER, E. F. 1984. Schadstoffe, die über die Luft zugeführt werden. In: Hock, B. & Elstner, E. F. (Hg.): Pflanzentoxikologie, Mannheim, Wien, Zürich: BI-Verlag, 346 S.
- EVERS, F. H. 1972. Die jährweisen Fluktuationen der Nährelementkonzentrationen in Fichtennadeln und ihre Bedeutung für die Interpretation nadelanalytischer Befunde. Allg. Forst- u. Jagdztg. 143, 68-74.
- EVERS, F.-H. 1986. Die Blatt- und Nadelanalyse als Instrument der Bioindikation. AFZ, 1/2, 6-8.

- FICHTL, C. 1985. Zu einem Vergilbungsschadbild der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). Zulassungsarbeit Ludwig-Maximilian Universität München.
- FINK, S. 1987. Anatomie und Histochemie von Koniferennadeln als Diagnosemittel zur Klärung der Beteiligung biotischer und abiotischer Schadfaktoren beim "Waldsterben". FK-PEF-Berichte, 12, 113-122.
- FOYER, C. H. & HALLIWELL, B. 1976. The Presence of Glutathione and Glutathione Reductase in Chloroplasts: A Proposed Role in Ascorbic Acid Metabolism. *Planta*, 133, 21-25.
- FRENZEL, B. 1985. Viren als mögliche Ursache der Walderkrankungen. In: Kortzfleisch, G. V. (Hg.): Waldschäden: Theorie und Praxis auf der Suche nach Antworten, Oldenbourg Verlag München, 277-287.
- FÜHRER, G. 1989. Photosyntheseverhalten, Transpiration und Spaltöffnungsregulation von Fichte (*Picea abies* L. Karst.) unter experimenteller Schadbegasung in Expositionskammern (Dissertation, Universität Würzburg in Vorbereitung).
- GLAZER, A. N. & MELIS, A. 1987. Photochemical reaction centers: Structure, organization, and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 38, 11-45.
- GOODWIN, T. W. 1976. Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments. Academic Press: London, New York, San Francisco.
- GOODWIN, T. W. 1980. The Biochemistry of Carotenoids. London: Chapman and Hall; 377S., 2. Aufl.
- GRILL, D. & PFEIFHOFER, H. W. 1985. Carotinoide in Fichtennadeln. II. Quantitative Untersuchungen. *Phyton*, 25, 1-15.
- GRILL, D., POLZ, I. & PFEIFHOFER, W. 1983. Chlorophyll und Chlorophyllabbau in Fichtennadeln. *Phyton*, 23, 79-90.
- GROSS, K. 1987. Measurements of gaseous exchange in young *Picea* and *Abies* plants during fumigation with ozone and/or sulfur dioxide in the phytotron. *Allg. Forst-Jagdztg.* 158 (2-3), 31-35.
- GUDERIAN, R. 1986. Die Wirkung von Ozon und Stickstoffoxiden. Spezielle Berichte d. Kernforschungsanlage Jülich, 369, 366-381.
- GUDERIAN, R., KÜPPERS, K. & SIX, R. 1985. Wirkung von Ozon, Schwefeldioxid und Stickstoffdioxid auf Fichte und Pappel bei unterschiedlicher Versorgung mit Magnesium und Kalzium sowie auf die Blattflechte *Hypogymnia physodes*. VDI-Bericht, 560, 657-683.

- HAGER, A. & MEYER-BERTENRATH, T. 1966. Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotinoide und Chlorophylle von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünnenschichtchromatographischer Methoden. *Planta*, 69, 198-217.
- HAGER, A. 1957. Über den Einfluß klimatischer Faktoren auf den Blattfarbstoffgehalt höherer Pflanzen. *Planta*, 49, 524-560.
- HAGER, A. 1967. Untersuchungen über die Rückreaktion im Xanthophyll-Cyclus bei *Chlorella*, *Spinacia* und *Taxus*. *Planta*, 76, 138-149.
- HARTMANN, G., NIENHAUS, F. & BUTIN, H. 1988. Farbatlas Waldschäden. Stuttgart:Ulmer.
- HEATH, R. L. 1980. Initial events in injury to plants by air pollutants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 395-431.
- Höpfker, K.-A., Führer, G., Strube, D. & Senser, M. 1989. Effects of extreme ozone concentrations on the physiology of *Picea abies* (L.) Karst. as related to the mineral nutrient supply of the trees. IUFRO-Proceedings Interlaken 1988, Section P2.05, in press.
- HÜTTL, R. 1985a. "Neuartige" Waldschäden und Nährelementversorgung von Fichtenbeständen (*Picea abies* Karst.) in Südwestdeutschland. *Freiburger Bodenkundliche Abhandl.* 16, 1-195.
- HÜTTL, R. F. & ZÖTTL, H. W. 1985. Ernährungszustand von Tannenbeständen in Süddeutschland - ein historischer Vergleich. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 38, 1011-1013.
- HÜTTL, R. F. 1985b. Jüngste Waldschäden, Ernährungsstörungen und diagnostische Düngung. *VDI-Berichte*, 560, 863-886.
- IMMAMURA, M. & SHIMIZU, S. 1974. Metabolism of chlorophyll in higher plants. VI. Relationship between fatty acid oxidation and chlorophyll bleaching in plant extracts. *Plant and Cell Physiol.* 15, 187-190.
- INGESTAD, T. 1962. Macroelement nutrition of pine, spruce, and birch seedlings in nutrient solutions. *Medd. Statens Skogsforskn. Inst.* 51, 1-150.
- ISERMANN, K. . Düngewirkung in geschädigten Fichten- Altbeständen. Jahrestagung der Sektion Waldernährung im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten vom 7.-9. Oktober in Daun.
- ISERMANN, K. 1985. Diagnose und Therapie der "neuartigen Waldschäden" aus der Sicht der Waldernährung. *VDI-Berichte*, 560, 897-920.
- ISERMANN, K. 1987. Revitalisierung geschädigter Fichtenaltbestände durch Mineraldüngung. *AFZ*, 39, 997-1000.

- JÄGER, H. J., BENDER, J. & GRÜNHAGE, L. 1985. Metabolic Responses of Plants Differing in SO₂ Sensitivity Towards SO₂ Fumigation. *Environ. Pollut. Ser.A*, 39, 317-335.
- JÄGER, H. J., WEIGEL, H. J. & GRÜNHAGE, L. 1986. Physiologische und biochemische Aspekte der Wirkung von Immissionen auf Waldbäume. *European Journal of Forest Pathology*, 16, 98-109.
- KANDLER, O. 1985. Immissions- versus Epidemie-Hypothesen. In: Kortzfleisch, G. V. (Hg.): *Waldschäden: Theorie und Praxis auf der Suche nach Antworten*, Oldenbourg-Verlag München, 19-59.
- KANDLER, O. 1987. Epidemiologie und Aetiologie des Tannen und Fichtensterberns (Schlußbericht an das Bayerische Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen).
- KANDLER, O. 1988a. Epidemiologische Bewertung der Waldschadenserhebungen in der Bundesrepublik Deutschland 1983- 1987. *Allgem. Forst- u. Jagdztg. Vorabdruck*.
- KANDLER, O. 1988b. LICHEN and conifer recolonization in Munichs cleaner air. *Proceedings of an Intern. Symposium, France, 18-22 May 1987* (P. Mathy, ed.) Dordrecht/Boston/Tokyo, D. Reidel, 784-790.
- KANDLER, O., MILLER, W. & OSTNER, R. 1987. Dynamik der "akuten Vergilbung" der Fichte: Epidemiologische und physiologische Befunde. *Allgemeine Forst Zeitschrift*, 27/28/29, 715-723.
- KELLER, T. 1971. Der Einfluß der Stickstoffernährung auf den Gaswechsel der Fichte. *Allg. Forst- u. Jagdztg.* 142, 89-93.
- KITAJIMA, M. & BUTLER, W. L. 1975. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochim. Biophys. Acta*, 723, 169-175.
- KOCH, W. 1968. Untersuchungen über die Wirkung von CO₂ auf die Photosynthese einiger Holzgewächse unter Laboratoriumsbedingungen. *Flora*, 158, 402-428.
- KOZEL, U., BUSCHMANN, C. & LICHTENTHALER, H. K. 1983. Influence of nitrogen deficiency on chlorophyll accumulation and photosynthesis of wheat seedlings grown at high and low light- quanta fluence rates. *Photosynthesis and Plant Productivity*, (Metzner, H. ed.), 122-126.
- KRAUSE, G. H. & WEIS, E. 1984. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynth. Res.* 5, 5, 139-157.
- KRAUSE, G. H. M. & PRINZ, B. 1986. Zur Wirkung von Ozon und saurem Nebel (einzeln und in Kombination) auf phänomenologische und physiologische Parameter an Nadel- und Laubgehölzen im kombinierten Begasungsexperiment. *Spez. Berichte Kernforschungsanlage Jülich, IMA Querschnitts-seminar* (2.- 4.12.1986), 208-221.

- KRAUSE, G. H. M., ARNDT, U., BRANDT, C. J., BUCHER, J., KENK, G. & MATZNER, E. 1986. Forest decline in Europe: Development and possible causes. *Water, Air and Soil Pollution*, 31, 647-668.
- KREUTZER, K. & BITTERSÖHL, J. 1986. Stoffauswaschung aus Fichtenkronen (*Picea abies* [L.] Karst.) durch saure Beregnung. *Forstw. Cbl.* 105, 357-363.
- KREUTZER, K. 1970a. Der Einfluß der Mangan-Applikation auf die Pigment- und Nährelementgehalte manganarmer Fichtennadeln. *Z. Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 127, 84-91.
- KREUTZER, K. 1970b. Manganmangel der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in Süddeutschland. *Forstw. Cbl.* 89, 275-299.
- KRINSKY, N. I. 1968. The Protective Function Of Carotenoid Pigments (III). In: A C Giese: *Photophysiology* (III), New York/ London, Academic Press, 123-195.
- KÜPPERS, M., ZECH, W., SCHULZE, E.-D. & BECK, E. 1985. CO₂-Assimilation, Transpiration und Wachstum von *Pinus silvestris* L. bei unterschiedlicher Magnesiumversorgung. *Forstw. Cbl.* 104, 23-36.
- Landolt, W; Keller, Th; 1985. Uptake and effects of air pollutants on woody plants. *Experientia*, 41, 301 - 310.
- LANGE, O. L. & TENHUNEN, J. D. 1984. A minicuvette system for measurement of CO₂ exchange and transpiration of plants under controlled conditions in field and laboratory. *Heinz Walz, Meß und Regeltechnik, Effeltrich*, 1-11.
- LANGE, O. L., FÜHRER, G. & GEBEL, J. 1986b. Rapid field determination of photosynthetic capacity of cut spruce twigs (*Picea abies*) at saturating ambient CO₂. *Tree*, 1, 70-77.
- LANGE, O. L., GEBEL, J., Schulze, E. D. & WALZ, H. 1985. Eine Methode zur raschen Charakterisierung der photosynthetischen Leistungsfähigkeit von Bäumen unter Freilandbedingungen - Anwendung zur Analyse "neuartiger Waldschäden" bei der Fichte. *Forstwiss. Cbl.* 104, 186-198.
- LANGE, O. L., GEBEL, J., ZELLNER, H. & SCHRAMMEL, P. 1986a. Photosynthesekapazität und Magnesiumgehalte verschiedener Nadeljahrgänge bei der Fichte in Waldschadensgebieten des Fichtelgebirges. In: *Berichtsband des Statusseminars "Wirkungen von Luftverunreinigungen auf Waldbäume und Waldböden"* in der KFA Jülich, Dezember 1985, Jülich.
- LANGE, O. L., WEIKERT, R. M., WEDLER, M., GEBEL, J. & HEBER, U. 1989. Photosynthese und Nährstoffversorgung von Fichten aus einem Waldschadensgebiet auf basenarmem Untergrund. *AFZ*, 3, 55- 64.

- LARCHER, W. & CERNUSCA, A. 1985. Mikrocomputergesteuerte mobile Anlage zum fluorometrischen Nachweis von Photosynthesestörungen. Aus den Sitzungsberichten d. Österreichischen Akademie d. Wissenschaften Matem.-naturw. Kl., Abt.I, 194, 45-64.
- LARCHER, W. & HÄCKEL, H. 1985. Meteorologische Pflanzenpathologie: Witterung und Klima als Umweltfaktoren; Kälte und Frost. In: Rademacher, B. (Hg.): Handbuch der Pflanzenkrankheiten (Bd.1. Die nichtparasitären Krankheiten.), Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- LARCHER, W. 1980. Ökologie der Pflanzen. UTB. (3. Auflage)
- LARKUM, A. W. D. 1968. Ionic relations of chloroplasts in vivo. Nature, 218, 447-449.
- LAVOREL, J. & ETIENNE, A. 1977. In vivo chlorophyll fluorescence. In: Barber, J. (Hg.): Primary Processes of photosynthesis, Amsterdam:Elsevier, 203-268.
- LEWANDOWSKA, M. & JARVIS, P. G. 1977. Changes in chlorophyll and carotenoid content, specific leaf area and dry weight fraction in sitka spruce, in response to shading and season. New Phytol. 79, 247-256.
- LICHTENTHALER, H. K. & BUSCHMANN, C. 1984. Photooxidativ changes in pigment composition and photosynthetic activity of air- polluted spruce needles (*Picea abies* L.). In: Sybesma, C. (Hg.): Advances in Photosynthesis Research (IV), ISBN 90-247- 2945-9.
- LICHTENTHALER, H. K. & RINDERLE, U. 1988. The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. Critical Reviews in Analytical Chemistry, 19 (I), 29- 85.
- LICHTENTHALER, H. K. 1983. Differences in chlorophyll levels, fluorescence and photosynthetic activity of leaves from high- light and low-light seedlings. In: Metzner, H. (Hg.): Photosynthesis and Plant Productivity, Wissenschaftl. Verlagsgesellschaft, Stuttgart, 194-198.
- LICHTENTHALER, H. K., BUSCHMANN, C., DÖLL, M., FIETZ, H. J., BACH, T., KOZEL, U., MEIER, D. & RAHMSDORF, U. 1981. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. Photosynthesis Research, 2, 115-141.
- LICHTENTHALER, H. K., BUSCHMANN, C., RINDERLE, U. & SCHMUCK, G. 1986 b. Application of chlorophyll fluorescence in ecophysiology. Radiat Environ Biophys, 25, 297-308.
- LICHTENTHALER, H. K., SCHMUCK, G. & DÖLL, M. 1985 a. Photosyntheseaktivität bei Nadeln gesunder und geschädigter Koniferen. LIS-Berichte der Landesanstalt für Immissionsschutz des Landes NRW, 57, 87-105.

- LICHTENTHALER, H. K., SCHMUCK, G., DÖLL, M. & BUSCHMANN, C. 1985 b. Untersuchungen über die Funktionsfähigkeit des Photosyntheseapparates bei Nadeln gesunder und geschädigter Koniferen. In: PEF-Projektleitung: PEF-Bericht KfK-PEF 2, Karlsruhe, 81-105.
- LICHTENTHALER, H. K., SCHMUCK, G., NAGEL, E. & BUSCHMANN, C. 1987. Kurzbericht über die Ergebnisse der Messungen zur Nadelphysiologie von Tannen und Fichten an der Kälbelescheuer/Südschwarzwald. Kernforschungszentrum Karlsruhe PEF-Berichte, 10, 51-63.
- Lüthy, B; Matile P; Thomas, H 1986. Oxidation activity in thylakoid membranes. J. Plant Physiol. 123, 169-180.
- MAGEL, E. A. & WEICHSELGARTNER, M. 1984. Vergleich unterschiedlicher Chromatographiemethoden am Beispiel der Trennung von Pflanzenfarbstoffen von *Abies alba*. Beckman Report 1/84.
- MARSCHNER, H. 1983. General Introduction to the Mineral Nutrition of Plants (New Series Vol. 15 A). In: Läuchli, A. & Bialeski, R. L. (Hg.): Inorganic Plant Nutrition, Encyclopedia of Plant Physiology (New Series Vol. 15 A), Springer.
- MASUCH, G., KICINSKI, G., KETTRUP, A. & BOOS, K. S. 1988. Single and combined effects of continuous and discontinuous O_3 and SO_2 Immission on Norway Spruce needles. I. Histological and cytological changes. Intern. J. Environ. Anal. Chem. 32, 187- 212.
- MEHLHORN, H., COTTAM, D. A., LUCAS, P. W. & WELLBURN, A. R. 1987. Induction of ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities by interactions of mixtures of air pollutants. Free Radical Res. Commun. 3(1-5), 193-7.
- MEHLHORN, H., SEUFERT, G., SCHMIDT, A. & KUNERT, K. J. 1986. Effect of SO_2 and O_3 on Production of Antioxidants in Conifers. Plant Physiol. 82, 336-338.
- MENGEL, K. 1979. Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- MIES, E. & ZÖTTL, H. W. 1985. Zeitliche Änderung der Chlorophyll- und Elementgehalte in den Nadeln eines gelbchlorotischen Fichtenbestandes. Forstw. Cbl. 104, 8-22.
- MISRA, A. N. & BISWAL, U. C. 1981. Changes in chlorophyll and carotenoids during aging of attached and detached leaves and of isolated chloroplasts of wheat seedlings. Photosynthetica, 15, 75-79.
- MOORBY, J. & BESFORD, R. T. 1983. Mineral nutrition and growth (New Series Vol. 15 A). In: Läuchli, A. B., R. L. (Hg.): Inorganic Plant Nutrition, Encyclopedia of Plant Physiology (New Series Vol. 15 A), Springer Berlin-Heidelberg-New York- Tokio, 481-527.

- NAGELE, M. 1986. Fluorometrische Untersuchungen des Photosyntheseverhaltens einiger immergrüner Holzpflanzen im Winter. Diplomarbeit, Universität Innsbruck.
- NATR, L. 1972. Influence of mineral nutrients on photosynthesis of higher plants. *Photosynthetica*, 6 (1), 80-99.
- NEBE, W. 1967. Zur Manganernährung der Fichte. *Arch. Forstwes.* 16 (2), 109-118.
- ÖQUIST, G., MARTENSSON, O., Martin, B. & MALMBERG, G. 1978. Seasonal effects on chlorophyll-protein complexes isolated from *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* 44, 187-192.
- PAPAGEORGIOU, G. 1975. Chlorophyll fluorescence: An intrinsic probe of photosynthesis. In: Govindjee: *Bioenergetics of Photosynthesis*, Academic Press, San Francisco, 319-371.
- PAYER, H. D., BLANK, L. W., BOSCH, C., GNATZ, G., SCHMOLKE, W. & SCHRAMMEL, P. 1985. Waldschadensforschung in den neuen Expositions-kammern der GSF: Untersuchungen zum Einfluß von Klima und Luftschadstoffen. VDI-Bericht, 560, 805-824.
- PAYER, H. D., BOSCH, C., BLANK, L. W., EISENMANN, T. & RUNKEL, K. H. 1986. Beschreibung der Expositions-kammern und der Versuchsbedingungen bei der Belastung von Pflanzen mit Luftschadstoffen und Klimastreß. *Forstwiss. Centralblatt*, 105, 207-218.
- PEOPLES, T. R. & KOCH, D. W. 1979. Role of potassium in carbon dioxide assimilation in *Medicago sativa* L.. *Plant Physiol.* 63, 878-881.
- PETER, G. F. & THORNER, J. P. 1988. The Antenne Components of Photosystem II with Emphasis on the Major Pigment-Protein, LHC IIb. In: Scheer, H. & Schneider, S. (Hg.): *Photosynthetic Light-Harvesting Systems. Organization and Function*. de Gruyter; Berlin New York, 175-186.
- PFEIFHOFFER, H. W. & GRILL, D. 1984. Carotinoide in Fichtennadeln I. Qualitative Untersuchungen. *Phyton (Austria)*, 24 (2), 283 - 293.
- PISEK, A. & WINKLER, E. 1959. Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte (*P. excelsa* Link), Zirbe (*P. cembra* L.) und Sonnenblume (*H. annuus* L.). *Planta*, 53, 532-550.
- Prinz, B., Krause, G.H.-M. & Jung, K.-D. 1985. Untersuchungen der LIS Essen zur Problematik der Waldschäden. In: Kortzfleisch, G. V. (Hg.): *Waldschäden: Theorie und Praxis auf der Suche nach Antworten*, Oldenbourg-Verlag München, 143-194.
- REHFUESS, K. E. & BOSCH, C. 1986. Experimentelle Untersuchungen zur Erkrankung der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) auf saurem Boden der Hochlagen: Arbeitshypothese und Versuchsplan. *Forstw. Cbl.*, 105, 201-206.

- REHFUESS, K. E. & ZIEGLER, H. 1986. Zusammenfassende Diskussion der Ergebnisse experimenteller Untersuchungen über die Auswirkungen von Luftschadstoffen, Bodenzustand und Witterungsstreß auf junge Fichten (*Picea abies* L. Karst.). Forstw. Cbl. 104(4), 267-271.
- REHFUESS, K. E. 1987. Perceptions on Forest Diseases in Central Europe. Forestry, 60(1), 1-11.
- REHFUESS, K. E. 1988. Übersicht über die bodenkundliche Forschung in Zusammenhang mit den neuartigen Waldschäden. Erweitertes Referat auf dem 4. Statuskolloquium des PEF-Karslsruhe, 8-10.3.1988.
- RENGER, G., DOHNT, G., KAYED, A., VOSS, M. & GRÄBER, P. 1987. Die Chlorophyll-a Fluoreszenz als Indikator des Funktionszustandes des Photosyntheseapparates in Pflanzen. Theoretische Grundlagen und praktische Anwendung. Arch. Hydrobiol. Beih. 29, 1-24.
- ROBERTSON, D. S., BACHMANN, D. D. & ANDERSON, I. C. 1966. Role of carotenoids in protecting chlorophyll from photodestruction. II. Studies on the effect of four modifiers of the albino cll mutant of maize. Photochem. Photobiol. 5, 797.
- SAKAI, A. & LARCHER, B. 1987. Frost Survival of Plants. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. (edited Billings W. et al.)
- SAKAKI, T., KONDO, N. & SUGAHARA, K. 1983. Breakdown of photosynthetic pigments and lipids in spinach leaves with ozone fumigation: Role of active oxygens. Physiol. Plantarum, 59, 28- 34.
- SAPPOK, A. 1989. Auswirkungen von Schadgasen und 2, 2'-Bispyridin auf Photosynthesepigmente. Dissertation, Ludwig-Maximilian-Universität München.
- SCHMIDT, A. & KUHNERT, K. J. 1986. Lipid peroxidation in higher plants. Plant Physiol. 82, 700-702.
- SCHMIDT, W., SCHREIBER, U. & URBACH, W. 1988. SO₂ injury in intact leaves, as detected by chlorophyll fluorescence. Z. Naturforsch. 43c, 269-274.
- SCHRAMMEL, P. 1988. ICP and DCP emission spectrometry for trace element analysis in biomedical and environmental samples. A review. Spectrochimica Acta, 43B, No.8, 881-896.
- SCHRAMMEL, P., WOLF, A., SEIF, R. & KLOSE, B. J. 1980. Eine neue Apparatur zur Druckveraschung von biologischem Material. Fresenius Z. Anal. Chem. 302, 62-64.
- SCHREIBER, U. & BILGER, W. 1985. Rapid assessment of stress effects on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. NATO ADVANCED RESEARCH WORKSHOP, Sesimbra, Portugal.

- SCHREIBER, U., SCHLIWA, U. & BILGER, W. 1986. Continuous recording of photochemical and non photochemical fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 10, 51-62.
- SCHREIBER, U., VIDAVER, W., RUNECKLES, V. C. & ROSEN, P. 1978. Chlorophyll fluorescence assay for ozone injury in intact plants. *Plant Physiol.* 61, 80-84.
- SCHULZE, E.-D., OREN, R., WERK, K., MEYER, J. & ZIMMERMANN, R. 1985. Kohlenstoff-, Wasser-, und Nährstoffhaushalt von Fichten stark belasteter Hochlagenstandorte auf Phyllit in NO-Bayern. Statusseminar "Wirkungen von Luftverunreinigungen auf Waldbäume und Waldböden" Beiträge zum IMA-Querschnittsseminar vom 2.-4. Dezember 1985 in der Kernforschungsanlage Karlsruhe, 106-117.
- SELINGER, H., KNOPPIK, D. & ZIEGLER-JÖNS, A. 1986. Einfluß von Mineralstoffernährung, Ozon und saurem Nebel auf Photosyntheseparameter und stomatäre Leitfähigkeit von *Picea abies* (L.) Karst. *Forstw. Cbl.* 105(4), 239-242.
- SENGER, H. & BAUER, B. 1987. The influence of light quality on adaption and function of the photosynthetic apparatus [Review]. *Photochem. Photobiol.* 45(6), 939-946.
- SENGER, H., OSSWALD, W., SENSER, M., GREIM, H. & ELSTNER, E. F. 1986. Gehalte an Chlorophyll und den Antioxidantien Ascorbat, luthation und Tocopherol in Fichtennadeln (*Picea abies* [L.] Karst.). *Forstw. Cbl.* 105, 264-267.
- SENGER, M. & BECK, E. 1977. On the mechanisms of frost injury and frost hardening of spruce chloroplasts. *Planta*, 137, 195- 201.
- SENGER, M. & BECK, E. 1984. Correlation of chloroplast ultrastructure and membrane lipid composition to the different degrees of frost resistance achieved in leaves of spinach, ivy and spruce. *J. Plant Physiol.* 117, 41-55.
- SENGER, M. & PAYER, H.D. 1989. The frost hardiness of young conifers exposed to different loads of ozone, sulfur dioxide or nitric oxide in environmental chambers. IUFRO-Proceedings Interlaken 1988, Section P2.05, in press.
- SENGER, M., HÖPKER, K.-A., PEUKER, A. & GLASHAGEN, B. 1987. Wirkungen extremer Ozonkonzentrationen auf Coniferen. *Allgemeine Forst Zeitschrift*, 27/28/29, 709-714.
- SEUFERT, G. & ARNDT, U. 1983. Untersuchungen zum Stoffhaushalt in definiert belasteten Modellökosystemen mit jungen Waldbäumen. *Spez. Berichte der Kernforschungsanlage Jülich*, 369, 222-237.
- SIRONVALL, C. & KANDLER, O. 1958. Photooxidation processes in normal green *Chlorella* cells. I. The bleaching process. *Biochim. Biophys. Acta*, 29, 359-368.

- SKEFFINGTON, R. & ROBERTS, M. 1985a. Effect of Ozone and Acid Mist on Scots Pine and Norway Spruce- An Experimental Study. VDI-Bericht, 560, 747-760.
- SKEFFINGTON, R. A. & ROBERTS, T. M. 1985b. Schadsymptome an Fichte und Kiefer nach Belastung mit Ozon und saurem Nebel. AFZ, 50, 1359-1362.
- SMIDT, S. 1978. Die Wirkung von photochemischen Oxydantien auf Waldbäume. Z. für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, 85, 689-702.
- SMILLIE, R. M. & HETHERINGTON, S. E. 1983. Stress tolerance and stress-induced injury in crop plants measured by chlorophyll fluorescence in vivo. Plant Physiol, 72, 1043-1050.
- STEIN, U., BUSCHMANN, C. & BLAICH, R. 1986. Fluorescence kinetics of chloroplasts as indicators of disorders in the photosynthetic system. I. Comparative studies with greening leaves of Vitis and Hordeum. Vitis, 25, 129-141.
- STOCKING, C. R. & ONGUN, A. 1962. The intracellular distribution of some metallic elements in leaves. American J. Botany, 49, 284-289.
- TUKEY, H. B. J. 1970. The Leaching of Substances from Plants. Ann. Rev. of Plant Physiology, 21, 305-324.
- ULRICH, B. 1984. Langzeitwirkungen von Luftverunreinigungen auf Waldökosysteme. Düsseldorfer Geobot. Kolloq. 1.
- WENTZEL, F. 1982. Ursachen des Waldsterbens in Mitteleuropa. Vortrag auf der Tagung des Deutschen Forstvereins. AFZ, 1365- 1368.
- WILD, A. & EGLE, K. 1967. Die Größe der photosynthetischen Einheit bei normal grünen Pflanzen und bei chlorophyllarmen Mutanten. Beitr. Biol. Pflanzen, 43, 455-488.
- WILD, A. & EGLE, K. 1968. Die Größe der photosynthetischen Einheit und ihre Variabilität. I. Bestimmung der Größe der photosynthetischen Einheit. Beitr. Biol. Pflanzen, 45, 313-241.
- WILD, A., ZICKLER, H.-O. & GRAHL, H. 1971. Weitere Untersuchungen zur Variabilität der photosynthetischen Einheit. Planta, 97, 208-223.
- WOOD, F. A. & DAVIS, D. D. 1969. The relative sensitivity of eighteen coniferous species to ozone. Phytopathology, 59, 1058.
- ZECH, H. W. & POPP, E. 1983. Magnesiummangel, einer der Gründe für das Fichten und Tannensterben in NO-Bayern. Fortw. Cbl. 102, 50-55.

- ZECH, W. 1970. Besonderheiten im Ernährungszustand chlorotischer Fichten auf kalkreichen Böden. Forstw. Cbl. 89, 1-9.
- ZÖTTL, H. 1964. Stickstoffdüngung in Kiefern und Fichtenbeständen Bayerns. Ve Congres Mondial des Fertilisants, Zurich, 4-7 Mai 1964.
- ZÖTTL, H. W. 1973. Diagnosis of nutritional disturbances in forest stands. FAO-IUFRO Symposium Fertilization, Paris, 75-95.
- ZÖTTL, H. W. 1985a. Die Rolle der Nährelementversorgung bei der Entwicklung "neuartiger" Waldschäden. VDI-Berichte, 560, 887-896.
- ZÖTTL, H. W. 1985b. Waldschäden und Nährelementversorgung. Düsseldorfer Geobot. Kolloquium, 2, 31-41.
- ZÖTTL, H. W., Mies, E 1983. Die Fichtenerkrankung in den Hochlagen des Südschwarzwaldes. Allg. Forst- und Jagdzeitung, 154, 110-114.
- ZÖTTL, H. W. & HÜTTL, R. 1985. Schadsymptome und Ernährungszustand von Fichtenbestände im süddeutschen Alpenvorland. Allgemeine Forst Zeitschrift, 9/10, 197-199.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde am Botanischen Institut der Universität München durchgeführt und im Rahmen des Forschungsvorhabens "Biotische Ursachen neuartiger Erkrankungen der Fichte" (AZ 6486-652-36675, Projektleitung Dr. M. Senser) und durch ein Stipendium der Bayerischen Graduiertenförderung finanziert.

Frau Dr. M. Senser, Herrn Prof. Dr. W. Rüdiger und Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. O. Kandler möchte ich für die großzügige Betreuung dieser Arbeit, die zahlreichen Anregungen und kritischen Diskussionen herzlich danken.

Bei Herrn Prof. Dr. W. Larcher und Frau Dr. M. Bodner (Universität Innsbruck) möchte ich mich für die Benutzungsmöglichkeit des PAM-Fluorometers und die anregenden Diskussionen bedanken.

Den Mitarbeitern der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung in Neuherberg, insbesondere bei Herrn Dr. H. D. Payer und Herrn Dipl. Biol. G. Führer, danke ich für die Unterstützung bei den Begasungsversuchen.

Herrn Prof. Dr. D. Knoppik und Herrn Dr. H. Selinger (TU-München) danke ich für die Durchführungsmöglichkeit von CO₂-Gaswechselmessungen im Jahre 1986.

Mein Dank gilt ferner meinen Kolleginnen und Kollegen G. Henkelmann, A. Peuker, W. Miller, A. Sappok für Ihre Hilfsbereitschaft.

Nicht zuletzt gilt mein Dank den technischen Assistentinnen A. Brandl, C. Matzenbacher und M. Wagner, die durch gewissenhafte Mitarbeit halfen den "Probenberg" abzubauen.

Schließlich danke ich der Bayerischen Graduiertenförderung, deren Unterstützung diese Arbeit mit ermöglicht hat.

Lebenslauf

8.3.1958	Geburt in Lüdenscheid
1965-1968	Grundschule in Lüdenscheid
1968-1977	Mathematisch-neusprachliches Zeppelin-Gymnasium Lüdenscheid mit dem Abschluß der allgemeinen Hochschulreife
Dezember 1977-März 1979	Zivildienst im SOS-Kinderdorf Worpswede
April 1979	Beginn des Biologiestudiums an der Georg-August-Universität Göttingen
Juni 1982	Vordiplom
Juli 1982-September 1983	Biologiestudium an der Universität Innsbruck
Oktober 1983	Fortsetzung des Studiums in Göttingen
April 1984-Mai 1985	Stipendium des Deutschen Akademischen Austauschdienstes für die Anfertigung einer auswärtigen Diplomarbeit an der Universität Innsbruck bei Prof. Dr. W. Larcher, Prof. Dr. A. Cernusca und Prof. Dr. M. Runge (Göttingen).
Ab Juni 1985	Beschäftigung am Botanischen Institut der Universität München
Oktober 1985	Diplomhauptprüfung an der Universität Göttingen
November 1985	Beginn der Dissertation
Juni 1987-Mai 1988	Stipendium der Bayerischen Graduiertenförderung

